KEETON / GOULD

GENEL BİYOLOJİ





5. BASKIDAN ÇEVİRİ



Çeviri Editörleri
Prof. Dr. Ali DEMİRSOY
Prof. Dr. İsmail TÜRKAN
Prof. Dr. Ertunç GÜNDÜZ

PALME YAYINCILIK

WILLIAM T. KEETON
JAMES L. GOULD
VE CAROL GRANT GOULD

GENEL BİYOLOJİ

BEŞİNCİ BASKI

2. CİLT

Çeviri Editörleri
PROF. DR. ALİ DEMİRSOY
PROF. DR. İSMAİL TÜRKAN
PROF. DR. ERTUNÇ GÜNDÜZ

PALME YAYINCILIK
Ankara, 2004

Palme Yayınları: 154
Genel Biyoloji 2
© 2004 İkinci Baskı

ISBN 975-7477-58-3 (Tk. No)
975-7477-61-3 (2. Cilt)

İç Düzen: A.Akay & A.İnanç Yandımata
Tarama & Film Çıkış: Bizim Repro Ltd. Şti.
Baskı: Feryal Matbaacılık San. ve Tic. Ltd. Şti.

PALME

YAYIN, DAĞITIM, PAZARLAMA, İÇ VE DIŞ TİCARET LTD. ŞTİ
Merkez: A. Adnan Saygun Cad. No: 10/A Sıhhiye-ANKARA
Tel: 0.312-433 37 57 • Fax: 0.312-433 52 72
e-mail: palmeyayin@superonline.com • http://www.palmekitabevi.com

Ankara Şubesi : Olgunlar Sok. No: 4/5 Bakanlıklar/ANKARA Tel: 0.312-417 95 28 Fax: 0.312-419 69 64
Kızılay Şubesi : Bayındır Sok. Adil Han No: 6/59 Yenişehir/ANKARA Tel: 0.312-433 00 83 Fax: 0.312-433 00 83
Antalya Şubesi : Meltem Mah. Dumlupınar Blv. Başkent Sit. No: 4 ANTALYA Tel: 0.242-238 32 09 Fax: 0.242-238 45 02

ÇEVİRİ EDİTÖRLERİNİN ÖNSÖZÜ

Türkiye'de biyoloji ders ve başvuru kitaplarının yazımına ne yazık ki çok geç başlanmış ve bir türlü istenen düzeye de ulaştıralamamıştır. Gelecek bin yılın biyoloji çağı olarak nitelendirildiği bir dönemde, böyle bir duyarsızlığı anlamak mümkün değildir. Yüksek eğitimimiz, birçok dalda olduğu gibi, biyoloji alanında da yaygın olarak çağdışı bir yönteme, yani not tuturmaya dayandırılmıştır. Türkçe kaynak azdır; olanların büyük bir kısmının kapsamı ve 'niteliği de tartışmaya açıktır. Özellikle biyolojiyi tümüyle kapsayan, orta eğitimde ve yüksek öğretimde kaynak kitap olarak kullanılabilecek, birçok disipline hitap edebilecek (biyoloji, tıp, ziraat, veternerlik, diş hekimliği, eczacılık, su ürünleri, biyoloji öğretmenliği ve kısmen diğer meslek gruplarının eğitimine yönelik), çağdaş gelişmeleri de kapsayan bir kitap bulunmamaktadır. Bu eksikliği sürekli hisseden bir grup bilimadamı (bir sonraki sayfada ilgi ve katkı alanlarına göre adları verilmiştir) PALME yayıncılık şirketinin girişimleriyle, dünyanın en iyi genel biyoloji kitapları arasında sayılan bu kitabı seçerek, bire bir çeviriye başlamıştır. Kuşkusuz, bu çeviriyi yapanlar ilk karşılaştığımız tanıdık meslektaşlarımızdan oluşmuştur. İnanıyorum ki, daha rahat bir zaman bulup, bu düşüncemizi diğer meslektaşlarımıza da iletmiş olsaydık, kuşkusuz onlar da ivedelikle yardımımıza koşacaklardı. Ancak bu yardımlarını, bundan böyle, kitap çıktıktan sonra, olumlu ve olumsuz eleştirilerini, olabilecek hataları editörlüğe bildirmeyle yapacaklardır.

Bu kitap, konuları evrimsel bir mantık içerisinde alarak anlatmaya çalışmıştır. Ancak, orjinalinde kullanılan dil, alışılagelmiş İngilizcenin çok ötesinde, çok ağır bir üslupla yazılmış olduğu için, açıkça söylemek gerekirse, çevri sırasında çok büyük zorluklar yaşanmış, bire bir anlam aktarımını sağlayabilmek için büyük çabalar sarfedilmiştir. Bütün bu gayret ve titizliğe karşın, anlam kaymasının olmadığını da söylemek mümkün değildir.

Kitap tek bir cilt halinde planlanmıştı. Ancak orjinalinde de bir ya da iki cilt halinde yayınlandığı göz önüne alınarak, ilk olarak 20 bölümden oluşan birinci ciltin, hemen akabinde de ikinci 20 bölümü kapsayan ikinci ciltin yayınlanması uygun görülmüştür.

Çevri sırasında, birçok bilimsel terimin ve dünyanın değişik ülkelerinde yaşayan; ancak ülkemizde bulunmayan ve buna bağlı olarak da Türkçe ismi konmamış birçok canlılın Türkçe ifadesinde ya da çevirisinde zorluk yaşanmıştır. Bu zorluklar birçok kaynak taranarak ve ortak görüş sağlanarak aşılmaya çalışılmıştır. Bilimsel terimlerin orjinal yazılışı metinde, çoğunlukla, ilk geçtiği yerde siyah olarak verilmiş; daha sonraki yazılımlarında ise Türk dilinin kuralları uygulanmıştır (örneğin: Orijinali **"Haploid"**, Türkçe yazılışı Haployit). Birçok çevirmenin bilimsel terimleri hatta Türkçe terimleri aynı şekilde ve aynı yazım tarzında kullanmadığı için, editörlerce dil birliğinin sağlanması oldukça zor olmuştur. Bu bakımdan okuyucuların anlayışlı olacağına inanıyoruz.

Kitabı, olası çok küçük kaymalar olmasına karşın, orjinaline birebir, sayfa sayfa uyacak şekilde düzenlemeye çalıştık ve yazımda, şekillerde aynı renkleri kullandık. Bu çabamız sırasında PALME Yayıncılık yetkililerinin hiç bir zorluktan ve fedakarlıktan kaçınmamış olmasını da Türk eğitimi açısından teşekkürlerimizle yad ediyoruz.

Orta ve yüksek öğretim dünyamız açısından yeni ufuklar açacağına inandığımız bu kitabın Türk eğitimine yararlı olmasını diliyor, öncülük yapan PALME Yayıncılık kuruluşuna teşekkürlerimizi sunuyoruz...

Prof. Dr. Ali Demirsoy
Prof. Dr. İsmail Türkan
Prof. Dr. Ertunç Gündüz

ÇEVİRİ KURULU

Çevri Editörleri ve Redaksiyon Kurulu
Prof. Dr. **Ali Demirsoy** • Prof. Dr. **İsmail Türkan** • Prof. Dr. **Ertunç Gündüz**

Bölüm 1: Giriş
Ar. Gör. **Ahmet Murat Aytekin**
Hacettepe Üniversitesi Fen Fakültesi Biyoloji Bölümü

Bölüm 2: Genel Kimya
Prof. Dr. **Reyhan Öner**
Hacettepe Üniversitesi Fen Fakültesi Biyoloji Bölümü

Bölüm 3: Yaşamın Kimyası
Prof. Dr. **Reyhan Öner**
Hacettepe Üniversitesi Fen Fakültesi Biyoloji Bölümü

Bölüm 4: Hücre Zarı ve Madde Alışverişi
Prof. Dr. **M. Turan Akay**
Hacettepe Üniversitesi Fen Fakültesi Biyoloji Bölümü

Bölüm 5: Hücre İçi
Doç. Dr. **Şayeste Demirezen**
Hacettepe Üniversitesi Fen Fakültesi Biyoloji Bölümü

Bölüm 6: Enerjinin Dönüşümü: Solunum
Prof. Dr. **İsmail Türkan**
Ege Üniversitesi Fen Fakültesi Biyoloji Bölümü

Bölüm 7: Enerjinin Dönüşümü: Fotosentez
Prof. Dr. **İsmail Türkan**
Ege Üniversitesi Fen Fakültesi Biyoloji Bölümü

Bölüm 8: DNA'nın Yapısı ve Replikasyonu
Prof. Dr. **Reyhan Öner**
Hacettepe Üniversitesi Fen Fakültesi Biyoloji Bölümü

Bölüm 9: Transkripsiyon ve Translasyon
Prof. Dr. **Ay Öğüş**
Hacettepe Üniversitesi Fen Fakültesi Biyoloji Bölümü

Bölüm 10: Mobil Genler ve Gen Mühendisliği
Ar. Gör. **Ahmet Murat Aytekin**
Hacettepe Üniversitesi Fen Fakültesi Biyoloji Bölümü

Bölüm 11: Gen İfadesinin Denetimi
Prof. Dr. **Reyhan Öner**
Hacettepe Üniversitesi Fen Fakültesi Biyoloji Bölümü

Bölüm 12: Hücresel Üreme
Ar Gör. **Ergi Deniz Özsoy**
Hacettepe Üniversitesi Fen Fakültesi Biyoloji Bölümü

Bölüm 13: Hayvanlarda Gelişm
Prof. Dr. **M. Turan Akay**
Hacettepe Üniversitesi Fen Fakültesi Biyoloji Bölümü

Bölüm 14: Hayvanlarda Gelişim Mekanizmaları
Prof. Dr. **M. Turan Akay**
Hacettepe Üniversitesi Fen Fakültesi Biyoloji Bölümü

Bölüm 15: Bağışıklık
Yard. Doç. Dr. **Hülya Koyuncu**
İstanbul Üniversitesi, DETAM, Moleküler Tıp ABD

Bölüm 16: Kalıtım
Ar Gör. **Ahmet Murat Aytekin**
Hacettepe Üniversitesi Fen Fakültesi Biyoloji Bölümü

Bölüm 17: Varyasyon(Çeşitlilik) , Seleksiyon (Seçilim) ve Adaptasyon (Uyum)
Doç. Dr. **Battal Çıplak**
Akdeniz Üniversitesi Fen-Edebiyet Fakültesi Biyoloji Bölümü

Bölüm 18: Türleşme ve Filogeni
Doç. Dr. **Battal Çıplak**
Akdeniz Üniversitesi Fen-Edebiyet Fakültesi Biyoloji Bölümü

Bölüm 19: Yaşamın Kökeni
Doç. Dr. **Battal Çıplak**
Akdeniz Üniversitesi Fen-Edebiyet Fakültesi Biyoloji Bölümü

Bölüm 20: Virüsler ve Bakteriler
Ar. Gör. **Ahmet Murat Aytekin**
Hacettepe Üniversitesi Fen Fakültesi Biyoloji Bölümü

Bölüm 21: Archaezoa ve Protista
Prof. Dr. **Ertunç Gündüz**
Hacettepe Üniversitesi Fen Fakültesi Biyoloji Bölümü

Bölüm 22: Kromistanlar ve Bitkiler
Prof. Dr. **Tuna Ekim**
İstanbul Üniversitesi Fen Fakültesi Biyoloji Bölümü
Prof. Dr. **İsmail Türkan**
Ege Üniversitesi Fen Fakültesi Biyoloji Bölümü

Bölüm 23: Mantarlar
Prof. Dr. **Tuna Ekim**
İstanbul Üniversitesi Fen Fakültesi Biyoloji Bölümü
Prof. Dr. **İsmail Türkan**
Ege Üniversitesi Fen Fakültesi Biyoloji Bölümü

Bölüm 24: Omurgasız Hayvanlar
Prof. Dr. **Ertunç Gündüz**
Hacettepe Üniversitesi Fen Fakültesi Biyoloji Bölümü

Bölüm 25: Kordalı Hayvanlar ve Sırtipliler
Prof. Dr. **Mustafa Kuru**
Gazi Üniversitesi Eğitim Fakültesi Biyoloji Bölümü

Bölüm 26: Bitkiler ve Diğer Ototroflarda Besin Alınımı ve İşlenmesi
Prof. Dr. **İsmail Türkan**
Ege Üniversitesi Fen Fakültesi Biyoloji Bölümü

Bölüm 27: Hayvanlar ve Diğer Heterotroflarda Besin Alınması ve İşlenmesi
Prof. Dr. **Aşkın Tümer**
Hacettepe Üniversitesi Fen Fakültesi Biyoloji Bölümü

Bölüm 28: Gaz Değişimi
Prof. Dr. **Ertunç Gündüz**
Hacettepe Üniversitesi Fen Fakültesi Biyoloji Bölümü

Bölüm 29: Birhücreli Organizmalarda ve Bitkilerde İçsel Taşınım
Prof. Dr. **İsmail Türkan**
Ege Üniversitesi Fen Fakültesi Biyoloji Bölümü

Bölüm 30: Hayvanlarda Madde Taşınması
Prof. Dr. **Aşkın Tümer**
Hacettepe Üniversitesi Fen Fakültesi Biyoloji Bölümü

Bölüm 31: Vücut Sıvılarının Düzenlenmesi
Prof. Dr. **Aşkın Tümer**
Hacettepe Üniversitesi Fen Fakültesi Biyoloji Bölümü

Bölüm 32: Bitkilerde Gelişme ve Kimyasal Kontrol
Prof. Dr. **İsmail Türkan**
Ege Üniversitesi Fen Fakültesi Biyoloji Bölümü

Bölüm 33: Hayvanlarda Kimyasal Kontrol
Prof. Dr. **Aşkın Tümer**
Hacettepe Üniversitesi Fen Fakültesi Biyoloji Bölümü

Bölüm 34: Hormonlar ve Omurgalılarda Üreme
Prof. Dr. **Aşkın Tümer**
Hacettepe Üniversitesi Fen Fakültesi Biyoloji Bölümü

Bölüm 35: Sinirsel Kontrol
Prof. Dr. **Aşkın Tümer**
Hacettepe Üniversitesi Fen Fakültesi Biyoloji Bölümü

Bölüm 36: Duyu Alınması ve Onu İzleyen Olaylaı
Prof. Dr. **Ertunç Gündüz**
Hacettepe Üniversitesi Fen Fakültesi Biyoloji Bölümü

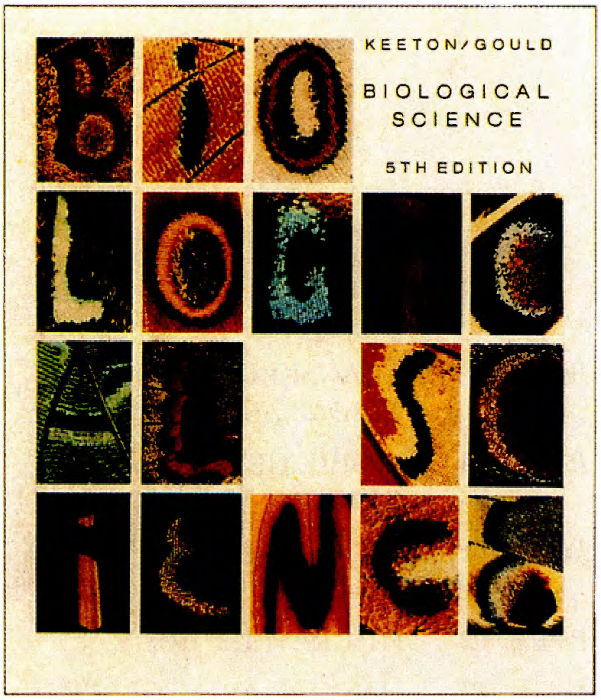
Bölüm 37: Kaslar
Prof. Dr. **Aşkın Tümer**
Hacettepe Üniversitesi Fen Fakültesi Biyoloji Bölümü

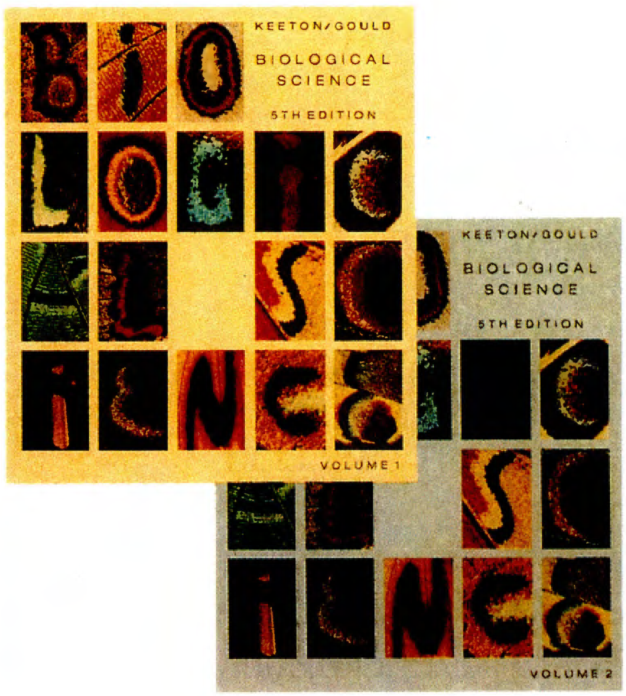
Bölüm 38: Hayvanlarda Davranış
Yard. Doç. Dr. **Hülya Koyuncu**
İstanbul Üniversitesi, DETAM, Moleküler Tıp ABD

Bölüm 39: Populasyon ve Kommünite Ekolojisi
Doç. Dr. **Nurdan Özer**
Hacettepe Üniversitesi Fen Fakültesi Biyoloji Bölümü
Prof. Dr. **İsmail Türkan**
Ege Üniversitesi Fen Fakültesi Biyoloji Bölümü

Bölüm 40: Ekosistemler ve Biyocoğrafya
Doç. Dr. **Nurdan Özer**
Hacettepe Üniversitesi Fen Fakültesi Biyoloji Bölümü
Prof. Dr. **İsmail Türkan**
Ege Üniversitesi Fen Fakültesi Biyoloji Bölümü

KAPAK HAKKINDA





CİLT BİR YA DA İKİ

Kapakta, bu kitabın ismini belirten renkli harfler, kelebeklerin ve güvelerin kanatlarında bulunan özelliklerinin büyültülmüş fotoğraflarıdır. Bu resimler, Washington D.C.'deki Ulusal Smithsonian Enstitüsü ve Ulusal Doğa Tarihi Müzesinden Kjell B. Sandved tarafından dünyanın değişik yerlerinden çekilmiştir.

Kelebek kanat özellikleri, avcıları ürkütebilir ve olası eşlerin seçilimini sağlayabilir; onların gelişimsel öyküsü yoğun araştırma konusudur. Bir grup türde, göze çarpan çeşitlenme örneği oluşturan bu özellikler, modern biyolojinin ana temasını oluşturan evrimin üzerinde etkili olduğu geniş varyasyon zenginliği gösterirler.

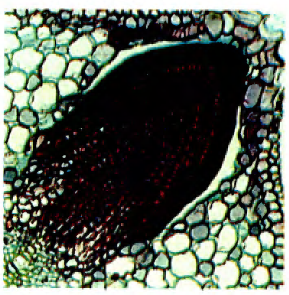
ÖZET İÇERİK

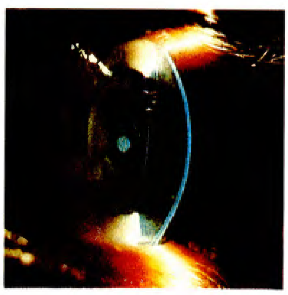
CİLT BİR

CİLT İKİ

İÇERİK

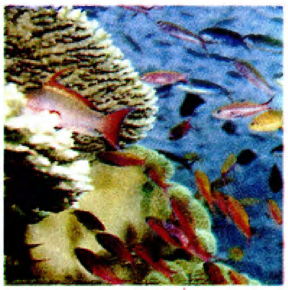
KISIM V ORGANİZMALARIN BİYOLOJİSİ





KISIM VI EKOLOJİ





ÖNSÖZ

1967'de Bill Keeton'ın *"Biyoloji Bilimi"* kitabının birinci baskısı yayınlandığında öylesine kökten bir değişim başlattı ki biz de aynı bakış açısını kabullenmek zorunda kaldık. Bill, mikrobiyoloji, botanik ve zooloji konularında birbirinden bağımsız dersler (ve metinler) hazırlamak yerine, biyolojinin tüm dallarının birleştirilebileceğini (ve birleştirilmesi gerektiğini) farketmişti. Günümüzde, bitki ve hayvanların hücre ve moleküllerinin birhücreli organizmalara, olası farklılıkların evrimsel açıdan önem taşıdığını düşündürecek düzeyde çok benzediği, hatta zaman zaman özdeş bile oldukları açıkça görülmektedir. Bugün, doğal seçilimin her üç organizma grubunu da benzer biçimde etkilediği ve sözkonusu farklı grupların birbiri üzerindeki etkilerini incelemenin ekolojinin tam anlamıyla anlaşılabilmesi için kesinlikle gerekli olduğu düşüncesinden hareket etmekteyiz. Üstelik Bill'in de işaret ettiği gibi hayvan, bitki ve mikroorganizmaların devamlı karşı karşıya olduğu gaz değişimi, besin bulma, dolaşım, fonksiyonların düzenlenmesi ve benzeri gibi temel fizyolojik sorunlar ancak birleştirme ve karşılaştırma yaparak anlaşılabilir. Bu bağlamda, bugün hemen herkese göre biyoloji, birleşik bir yapıya sahiptir. Bu kitabın izlediği yol, Bill'in ifade ettiği ve bizim de onayladığımız bu bakış açısına göredir.

Beşinci basımın hazırlanması sırasında hedeflediğimiz üç temel unsur vardı: (1) yeni gelişmeleri yansıtmasını ve öğrencilere temel bir kaynak oluşturabilmesi için derslerde üzerinde en fazla durulan konuları içermesini sağlamak amacıyla kitabın kapsamını genişletmek; (2) kitabın anlatımındaki açıklığı daha da geliştirebilmek için mümkün olan her yere daha kavratıcı açıklamalar ve daha işlevsel örnekler ekleyip, böylece en karmaşık konuların bile daha çok öğrenci tarafından tam anlamıyla anlaşılmasını sağlamak; (3) kitabı daha yalın hale getirebilmek için daha az önem taşıyan bazı bölümleri kısaltmak ya da özetini çıkartmak. Tüm bunlardan başka, kitabın tüm bölümlerinde evrimsel temayı güçlendirmeyi ve yine tüm kısımlarda biyolojinin mekanizmasını açıklarken moleküler yaklaşımlardan daha fazla yararlanmayı istedik. Hem kendi tecrübelerimizden anladığımız, hem de diğer meslektaşlarımızın önerileri doğrultusunda gördüğümüz kadarıyla etkili olması, kuvvetli ve doğru anlaşılması için okurun her bölümü çok dikkatli bir şekilde en az iki kez incelemesini öneririz.

GENEL YAPIDAKİ DEĞİŞİKLİKLER

Bu yeni basımda pek çok değişiklikler yapılmıştır. Bölümlerin sıralanışı, Bill Keeton tarafından da kullanıldığı biçimiyle hücresel ve organizma ile ilgili konular birbirini izleyecek şekilde düzenlenmiştir. Genel biyolojinin öğretilmesi konusunda bazı eğitimciler (pek çok değişik bölümlerde görev yapan) evrimsel bir bakış açısıyla hücresel ve moleküler yaklaşımlar üzerinde durulması gerektiğini ifade ederken, diğerleri genellikle evrim, yayılış, fizyoloji ve ekoloji üzerinde yoğunlaşılması gerektiğini düşünmektedirler. Bill'in kitabının esnekliği ve nitelikleri nedeniyle bir çok kimse kendisini yanlış anlayarak *Biyoloji Bilimi* kitabının genel yapısını bu biçimiyle kabul etmiştir. Her ne kadar bölümlerin düzeni belirli bir organizasyon derecesini takip etmekteyse de, elinizdeki bu yeni basımda Bill'in yerleştirmek istediği öğretim düzenini kurmaya çalıştık.

Kitabın bu yeni yapılanmış hali, önemli ölçüde yarar sağlamıştır. Örneğin, daha önce III. KISIM olarak verilen KISIM II YAŞAMIN DEVAMLILIĞI, yeni baskıda I. KISIM olan YAŞAMIN KİMYASAL VE HÜCRESEL TEMELLERİ'nden sonraya alınmıştır. II. KISIM içerisinde yer alan bölümlerin düzeni öğrencinin KISIM I'de anlatılan hücre-düzeyi altı yaklaşımdan hareketle bilgi aktarımının moleküler düzeyde incelenme-

si konusuna doğrudan girmesini sağlamaktadır. Bu mantıksal geçişi oluşturabilmek için hücre-bölünmesi ve klasik genetik gibi kısımlar ikincil olarak ele alınmış, bu haliyle hücre bölünmesi embriyoloji ve gelişim kısmında incelenirken, kalıtım konusu III. KISIM olan EVRİMSEL BİYOLOJİ'de evrimin genetik temellerini açıklayabilmek amacıyla en son bölümde incelenmiştir. III. KISIM da, IV. KISIM olan ORGANİZMALARIN OLUŞUMU VE ÇEŞİTLİLİĞİ'ne temel oluşturması için filogeni kavramının anlatıldığı bir bölümle sona ermektedir. Aynı şekilde IV: KISIM'daki anlatım düzeni V. KISIM olan ORGANİZMALARIN BİYOLOJİSİ başlığı altında incelenen, karşılaştırmalı fizyolojiye temel oluşturacak şekildedir. V. KISIM davranışın evrimi ve mekanizmaları başlıklı bir bölümle sona ererek KISIM VI'da verilen EKOLOJİ'nin anlaşılmasını kolaylaştırmaktadır.

Bir çok meslektaşımızın, bölüm sonlarına tavsiye edilen yayınlar, çalışma soruları ve tekrarlanacak kavramlar gibi bölümler eklememizden memnun olacağını sanmaktayız. Bölüm sonlarına çoktan seçmeli sorular yerine öğrencinin temel kavramları tekrar etmesini sağlayacak soruların koyulmasını tercih ettik. Bu soruların, Carol H. McFadden'in mükemmel bir eseri olan *Çalışma Rehberi*'nde ortaya koyduğu dikkatli ve disiplinli yaklaşımına önemli bir katkıda bulunacağı düşüncesindeyiz.

Diğer bazı değişiklikler özellikle kitabın kullanımdan çok görünümü üzerinde yapılmıştır. Elinizdeki yeni baskıda çift paragraflı format yerine tek paragraflı ve daha çok resim içeren bir format kullanılmıştır. Daha sonraki baskılarda bu fotoğrafların ve diğer çizimlerin kalite ve sayısını kitabın özetleme, dramatize etme ve etkileyici olma özelliklerini arttırmak için daha da fazlalaştırmayı amaçlıyoruz. Genel olarak metinden bağımsız ve her yerde rastlanan resimlerden uzak durmaya çalıştık. *Biyoloji Bilimi* kitabının okurları metin ve resimler arasında çok net bir uyum olduğunu ve özellikle anlaşılması daha zor olan konularla ilgili resimlerdeki bilgilerin hepsinin metin içerisinde de bulunması için ne kadar çok çaba harcadığımızı göreceklerdir.

ÖZEL BAZI DEĞİŞİKLİKLERİ İÇİN KILAVUZ

Kullanıcı el kitabında, yapılan tüm değişiklikler ve bunların neden yapıldığının açıklaması verilmekle birlikte, burada bazı temel farklılıkları özetlemek istedik.

Bölüm 1: (Giriş) Modern biyolojideki bazı yeni kavramlar açıklanmış ve ileride anlatılacak altı bölümle ilgili bazı öngörümlerden bahsedilmiştir.

KISIM I: YAŞAMIN KİMYASAL VE HÜCRESEL TEMELLERİ

Bölüm 2: (Genel Kimya) Sabun ve deterjanların nasıl iş gördüğü konusu ile birlikte su moleküllerinin polaritesi açıklanmıştır.

Bölüm 3: (Yaşamın Kimyası) "tertipçi" enzimler ve hücrenin kimyasal kompozisyonu hakkında yeni bilgilere yer verilmiştir.

Bölüm 4: (Hücre Zarı ve Madde Alışverişi) Klatrin (Clathrin) ve veziküllerin oluşumu hakkında yeni düşünceler anlatılmıştır.

Bölüm 5: (Hücre İçi) Hedef proteinlerin adres stratejisi üzerine ve peroksizomlar, mikrofilamentler, mikrotübüller, orta filamentler, hücrenin hareket mekanizmaları (sil ve kamçı, kas yapısı), organel ve veziküllerin hücre içi taşınımı konuları ile özellikle kinesin ve dynaminin rolü hakkında daha detaylı bilgiler verilmiştir.

Bölüm 6: (Enerji Dönüşümleri: Solunum) Oksijenin diğer atomlara elektronegatifliğinin rolü ve solunumun anatomisinin daha basit ve yalın özet tabloları verilmiştir.

Bölüm 7: (Enerji Dönüşümleri: Fotosentez) Granal thylakoidlerin stomal olanlara fizyolojik ekoloji yönünden farklılığı ile fotosentetik reaksiyon merkezinin yapısı hakkında *Ek Okuma* içeren yeni bir bölüm eklenmiştir.

KISIM II: YAŞAMIN SÜREKLİLİĞİ

Bölüm 8: (DNA'nın Yapısı ve Kendini Eşlemesi: Replikasyon) Organellerdeki DNA'nın replikasyonu ile ilgili tartışmalara yer verilmiştir.

Bölüm 9: (Transkripsiyon ve Translasyon) Transkripsiyonun nasıl sona erdiğini, ekson bağlantılarının mekanizmasını, translasyon sürecini ve ribozomların endoplazmik retikuluma nasıl bağlandığını açıklamaktadır.

Bölüm 10: (Mobil Genler ve Genetik Mühendisliği) Transdüksiyon, transformasyon, litik ve lizojenik viruslar, retroviruslar ve transpozonları içeren gen hareketlerinin mekanizmasını incelemekte ve ayrıca bu oluşum ve süreçlerin birbirleri ile olan ilgilerini göstererek evrimsel önemlerini araştırmakta, bunların her birinin gen mühendisliğinde pratik kullanma yollarını incelemektedir. Bunun dışında PCR (Polimeraz zincir reaksiyonu) ve gen terapisi ile ilgili yeni yaklaşımları özetlemektedir.

Bölüm 11: (Gen İfadesinin Denetimi) DNA- bağlı proteinlerin yapısı, CAP-aktive edici sistemin yapı ve fonksiyonu, transkripsiyon faktörleri, indirgeyici ve yükselticiler hakkında yeni bilgiler. Ayrıca telomerler, genetik imprintler, alternatif tamamlayıcılar, translasyon inhibitörleri (anti-sensör RNA'yı da içeren) ve mRNA ile protein-sindiren enzimler gibi moleküler yaşam zincirini kontrol eden faktörlerle ilgili yeni bazı bölümler. Yine, kontrol yerine yapısal bölgelerin mutasyonu ile ilgili tartışmalar ve metastas mekanizması, onkojen formasyonu ve operasyonları gibi kısımları da içeren geniş bir kanser bölümü eklenmiştir.

Bölüm 12: (Hücresel Üreme) Hücre döngüsünün kontrolü ve döngülerle ilgili yeni bölümler, mayoz bölünmenin evrimsel mantığı, bitkilerde mayozun nasıl düzenlendiği ve çeşitli türlerde yaşamın tarihi boyunca diployit ve haployit evrelerin getirdikleri konularında bilgiler verilmiştir.

Bölüm 13: (Hayvanlarda Gelişme) Bitkilerdeki gelişim süreci hayvanlardakinden oldukça farklı olduğu için, daha sonraki bölümlerde özellikle bitki hormonları ile ilgili yerlerde anlatılan bitki gelişimi konusundan ayrılarak incelenen hayvan gelişimi kısmıdır. Bitkilerde sert hücre duvarı morfogenezi olanaksız kılmakta, diferansiyel büyüme zorlaşmaktadır; ototrofik olduklarından bitkiler çok fazla değişik organa ihtiyaç duymazlar ve hayvanlardaki dönüşüm ve sapma yerine bitkilerde yaşamları boyunca büyüme, seçilen bazı dokularda meydana gelir. Bu önemli gelişim basamakları ayrı ayrı incelenmiştir.

Bölüm 14: (Hayvanlarda Gelişim Mekanizmaları) İndüksiyon ve farklılaşma ile ilgili daha net açıklamalar ile hücre göçü ve morfogenez olaylarında CAM'ların rolleri ve immünolojideki önemleri üzerine yeni bazı yaklaşımlara yer verilmiştir. Bilateral simetrili hayvanlardaki alt-birimlerin tekrarlanma stratejileri ve somitler hakkında yaklaşımlar. *Drosophila*'da homeotik genler ve homeobox sekanslarla omurgalılarda buna benzer rol oynayan retionik asitin rolünü inceleyen bir model formasyonu ve morfojen hareketi özelliği hakkında bilgiler verilmiştir.

Bölüm 15: (Bağışıklık) Konuyu daha geniş ve basitleştirilmiş olarak ele alan ve son gelişmeleri de içeren bir bölümdür. Konuyu daha geniş ve basitleştirilmiş olarak ele alan ve son gelişmeleri de içeren bir bölümdür. Yeni allellerin nasıl ortaya çıktığı ile ilgili kısımlar evrimle ilgili bölümlerde incelendiğinden burada genlerin evrimi ile ilgili bir giriş yapılmıştır; bu bölümde hipermutasyonlar ve immün-sistem moleküllerinin CAM'lardan evrimleştiğine dair hipotez incelenmektedir. Ayrıca lenf sistemi ile AIDS virusunun yapısı, hayat döngüsü ve etkileri ile ilgili son bilgiler eklenmiştir.

Bölüm 16: (Kalıtım) Kalıtımda Mendelci ve Mendelci-olmayanların yaklaşımları ele alınmıştır. Böylece 17. Bölüm'de incelenen populasyonlarda allellerin dağılımının moleküler temelleri ile ilgili devamlılığın anlaşılması kolaylaştırılmaya çalışılmıştır.

KISIM III: EVRİMSEL BİYOLOJİ

Bölüm 17: [Varyasyon(Çeşitlilik) , Seleksiyon (Seçilim) ve Adaptasyon (Uyum)] Varyasyonun, frekansa bağlı ve eşeysel seçilimin genetik temelleri üzerine yeni bilgiler eskilerle birleştirilmiştir. *Ek Okuma* bölümünde eşeyli üremenin evrimsel önemi ile Gen-tamiri, Kızıl-kraliçe ve Gordion-düğümü hipotezleri incelenmiştir.

Bölüm 18: (Türleşme ve Filogeni) Punctuated equlibrium ve Burgess şisti Faunası, evrimsel değişme ve gelişim arasındaki ilişki, çeşitli sınıflandırma sistemleri arasındaki farklılığın derecesi, kladistikler ve moleküler taksonomi hakkında bilgileri içermektedir.

KISIM IV: CANLILIĞIN OLUŞUMU VE ÇEŞİTLENMESİ

Bölüm 19: (Yaşamın Kökeni ve İlk Evrimi) Muhtemelen ilk enzim ve bilgi depolayabilen ilk moleküller olan ribozomlarla ilgili bir tartışma ile birlikte su, organik moleküller ve dünyada hayatın oluşumunu sağlayan diğer koşulların meydana gelmesinde kuyruklu-

yıldız (komet) ve asteroyitlerin olası rolleri. Endosimbiyotik teori ile ilgili daha güncelleştirilmiş bilgiler ve kingdom (alem) sınıflandırmalarındaki sorunlarla ilgili yeni yaklaşımlar. Alem -sınıflandırılması ile bu kısım beşinci basımda son gelişmeleri tamamen kapsayacak biçimde modernize edilmiştir.

Bölüm 20: (Viruslar ve Bakteriler) Viroyitler, prionlar ve sucul viruslarla ilgili yeni bilgiler ile bakterilere daha ekolojik, yapısal ve evrimsel gözle bakan yeni yaklaşımlar. Bakterilerin daha yeni, sekanslara dayalı sınıflandırılması, gram-pozitif ve gram-negatif hücre duvarları ile ilgili kesin karşılaştırmalar, mykoplazma ve myxo-bakteriler ve archae-bakteriler ile ilgili daha geniş bilgiler verilmiştir.

Bölüm 21: (Archaezoa ve Protista) Bölüm 22'de incelenecek olan klorofil-c-algleri dışında her iki gruptaki organizmalar ve cıvık mantarlardaki bulunan bazı birhücreli grupların .beraber incelenmesi; en son bulgularla da doğrulanan sekanslara-dayalı yeni filogenileri.

Bölüm 22: (Chromistanlar ve Bitkiler) Chromista ve Plantae'yı içeren, algler ve daha yüksek bitkiler arasındaki evrimsel/fonksiyonel ilgileri araştıran, bitkilerde gözlenen eşeysel seçilimi tartışan ve bitki dokuları ile ilgili kısa bir de özet kısmı eklenen bir bölümdür.

Bölüm 23: (Mantarlar) Pek çok AIDS hastasında ölüme neden olan zatürre ile birlikte fungal dünyaya bir bakış.

Bölüm 24: (Omurgasız Hayvanlar) İleri gelişim modelleri ve bitki evrimi ile ilgili pek çok paralellikle, özellikle sudan karaya geçişte yüzey-hacim oranı ilişkisini incelemektedir.

Bölüm 25: (Kordalı Hayvanlar ve Sırtipliler) Hayvan dokuları, büyük ortadan kalkmalar ve insanın evriminde sekans analizinin getirdiği yeniliklere genel bir bakış.

KISIM V : ORGANİZMALARIN BİYOLOJİSİ

Bölüm 26: (Bitkiler ve Diğer Ototroflarda Besin Alınımı ve İşlenmesi) Turgor basıncının oluşmasını sağlayan su potansiyelini düşünerek suyun hareketinin açıklanması ile ilgili daha genişletilmiş bilgileri ve azot-fiksasyonu hakkında açıklamaları içermektedir.

Bölüm 27: (Hayvanlar ve Diğer Heterotroflarda Besin Alınması ve İşlenmesi) Kuşlardaki fermentasyon mekanizması ile bitki ve hayvanlarda atık maddelerin boşaltılması sorununun karşılaştırılması konuları ve zehirli bitkilerle ilgili yeni bir bölüm.

Bölüm 28: (Gaz Değişimi) Stomaların açılıp-kapanma mekanizmalarının kontrolü ve bitkilerde suyun kullanımı hakkında yeni bilgiler. Suyun geri kazanımında ters-akış prensibinin rolü ve hayvanlarda solunumda suyun korunumu ile ilgili yeni bazı bilgiler.

Bölüm 29: (Birhücreli Organizmalarda ve Bitkilerde İçsel Taşınım) Bitkilerde gözlenen dolaşımda ozmotik gradiyente ters işleyen ısı gradiyentini açıklamak için su potansiyelinin önemi. TAGK (transprisyon, adhezyon, gerilim, kohezyon) teorisi, bitkilerde su döngüsü ve suyun korunması ile ilgili adaptasyonlar.

Bölüm 30: (Hayvanlarda Madde Taşınması) Sıcakkanlı ve soğukkanlı olmanın yarar ve zararlarını da açıklayan bir ısı-regülasyonu bölümü. Isının korunumu ve serinletmede ters-akış prensibinin önemi. Hemoglobinin evrimi, yuvarlarda O_2-CO_2 değişimi ve dolaşım sisteminin diğer fonksiyonları hakkında bilgiler.

Bölüm 31: (Vücut Sıvılarının Düzenlenmesi) Böbreğin önemi.

Bölüm 32: (Bitkilerde Gelişme ve Kimyasal Kontrol) Çiçeğin gelişimi ve homeobox kontrol hakkında bazı yaklaşımlar. Kök gelişimi, tropizma, seyreltme, kök-hedef oranı, ışık periyodu ve çiçeklenme ile ilgili daha geniş bilgiler verilmektedir.

Bölüm 33: (Hayvanlarda Kimyasal Kontrol) Atrial Natriüretik Faktör (ANF), nitrikoksit, somatostanin, kanın yapı ve hacminin hormonal regülasyonu ile ilgili son gelişmeler. İnsülin ve şeker hastaları, G-protein transdüksiyon sistemi ve hormonların evrimi hakkında bilgiler.

Bölüm 34: (Hormonlar ve Omurgalılarda Üreme) Düşük-indükleyen ilaçlardan RU 486'nın çalışma şekli.

Bölüm 35: (Sinirsel Kontrol) Sistik-fibrosis ve klor kanallarının ve nakledici olarak nitrik oksitin önemi. Presempatik fenomenle ilgili (alışkanlıklar, duygular ve durumlar) bilgiler.

Bölüm 36: (Duyu Alınması ve Onu İzleyen Olaylar) Koku-reseptörü genler ile görsel ve duyusal transdüksiyonun moleküler temelleri ile ilgili en son gelişmeler. Kulakta frekans-ahengi ile ilgili çalışmalar. Sinirsel anormallikler, disleksianın biyolojik nedenleri ve görme üzerine bazı bilgiler.

Bölüm 37: (Kaslar) Omurgalılarda hidrostatik hareketin kullanımı.

Bölüm 38: (Hayvanlarda Davranış) Daha önceki bölümlerde anlatılanların kısa bir özeti ve bilgilerin birleştirilmesi. Programlı öğrenme konusunda en son bilgiler.

KISIM VI: EKOLOJİ

Bölüm 39: (Populasyon ve Kommünite Ekolojisi) Yoğunluğa-bağlı faktörler ve populasyonların regülasyonları hakkında tüm bilgilerin kısa bir özeti. Niş kavramı ve sosyal yaşam üzerine yeni bölümler. Sosyal yaşamda kazanç ve kayıp dengesi ile kaynakların kontrolü ve alturizmin doğası ve önemi konuları hakkında son bilgiler. İnsan ekolojisi ve insan populasyonundaki büyüme konuları ayrıca incelenmektedir.

Bölüm 40: (Ekosistemler ve Biyocoğrafya) Trofik tabakalar ve besin ağı konusunda bilgiler. Ziraat ve besiciliğin fayda ve zararları, madde döngüsünde, özellikle CO_2, metan ve kirlenmede insanoğlunun etkisi. Bu bölümde florokarbonların ozon tabakasında yaptığı tahribatla ve asit yağışları ile ozonun bitkilerde neden olduğu kayıpların kimyasal nedenleri ayrıca ele alınmıştır. Ada biyocoğrafyası bölümü de bu kısma eklenmiştir.

TEŞEKKÜR

Yüksek kalitede ve kapsamı bu derece genişletilmiş yeni bir basım hazırlamak pek çok kişinin yardımı olmadan olanaksızdı. En başta, Wisconsin Üniversitesi'nden Wayne M. Becker'e, Michigan Üniversitesi'nden Robert A. Bender'e, Valdosta State Koleji'nden Dennis Bogyo'ya, Wake Forest Üniversitesi'nden Carole Brown'a, Skyline Koleji'nden Christine L. Case'e, British Columbia Üniversitesi'nden Thomas Cavalier-Smith'e, Alabama Üniversitesi'nden Anne M. Cusic'e, Cornell Üniversitesi'nden Peter J. Davies'e, Wake Forest Üniversitesi'nden Michael Foote'a, Iowa Üniversitesi'nden Joseph Frankel'a, Minnesota Üniversitesi'nden Florence Gleason'a, Manitoba Üniversitesi'nden Lane Graham'a, Alabama Üniversitesi'nden Barbara Hilyer'a, Cornell Üniversitesi'nden Carl Hopkins'e, Swarthmore Koleji'nden John B. Jenkins'a, Alabama Üniversitesi'nden Dan Jones'a, Harvard Üniversitesi'nden Alan R. Kabat'a, Manitoba Üniversitesi'nden Glenn Klassen'e, Alabama Üniversitesi'nden Ken Marion'a, Oxford Üniversitesi'nden Robert M. May'e, Akron Üniversitesi'nden Scott Orcutt'a, Charleston Koleji'nden Meggie T. Pennington,'a, California Davis Üniversitesi'nden Wiltraud Pfeiffer'a, Illinois Üniversitesi'nden Thomas L. Poulson'a, Dartmouth Koleji'nden Thomas B. Roos'a, California Los Angeles Üniversitesi'nden Steve Strand'a, Princeton Üniversitesi'nden W. Edward Sullivan'a, Dartmouth Tıp Okulu'ndan Heinz Valtin'e, Purdue Üniversitesi'nden Joseph V. Vanable'a, Washington Üniversitesi'nden Liz Van Volkenburgh'a, Princeton Üniversitesi'nden Charles F. Westoff'a ve Charleston Üniversitesi'nden D. Reid Wiseman'a teşekkür etmeyi bir borç biliriz.

Bu basımda fotoğraf editörümüz Ruth Mandel ve ressamlar Michael Reingold ve Michael Goodman'a olağanüstü resim ve fotoğrafları için, Clark Carroll ve John McAusland'a genel sayfa düzeninin hazırladıkları için, koordinasyon ve birlikte çalışmayı olağanüstü bir biçimde organize eden Lee Marcott ve Emily Arulpragasam'a, ayrıca yorulmak nedir bilmeyen editörlerimiz James D. Jordan ve Joseph Wisnovsky'e tüm kalbimizle teşekkür ederiz.

J.L.G.
C.G.G.

Princeton, New Jersey
Mart 1992

GENEL BİYOLOJİ

BEŞİNCİ BASKI

2. CİLT

Bölüm 21

ARCHAEZOA VE PROTİSTA

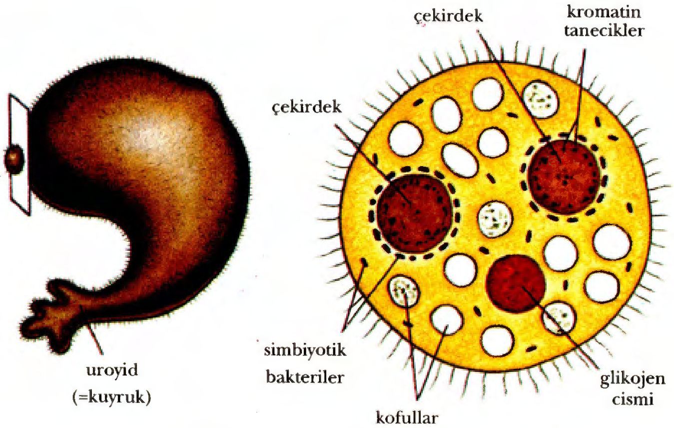


u bölümde yer alan iki alemin üyeleri en ilkin ökaryotların soylarıdır. Esas itibariyle birhücrelidirler (bazıları hücre kümesi şeklinde yaşamasına karşın) ve bir çoğu "yüksek" organizmaların–yani, evrimsel süreçte daha sonra ortaya çıkan alemlerin hemen hemen tüm üyelerini kapsayan, en azından biraz farklılaşmış dokulara sahip türlerin parazitidir. Arkezoa ve Protista, bakterilerinkine benzer bir evrimsel kadere boyun eğmişlerdir: Prokaryotlar, canlılar dünyasında bir zamanlar baskın durumdayken şimdi oldukça basit bir yaşam tarzına zorlanmıştır. Bu nedenle oldukça ilkel ökaryotlar, çok hücreli rakipleri tarafından dışarıya itilmiştir. Özellikle arkezoa, bir çeşit evrimsel ölü uçta yer alıyor gibi gözükmektedir; diğer taraftan Protista üyeleri, yüksek üreme oranının ve küçük vücudun olmasını öngören birtakım büyük biyolojik "işler" üzerindeki etkinliklerini muhafaza etmektedir.

ARCHAEZOA

Şimdi arkezoa olarak sınıflandırılan organizmalar, bir zamanlar, parazitik yaşama uyum yaptıktan sonra ikincil olarak mitokondrilerini, endoplazmik retikulumu ve Golgi aygıtını yitirmiş protozoa üyeleri olarak düşünülmekteydi. Bununla birlikte sekans analizleri, bu küçücük organizmaların gerçekten çekirdekli en eski hücreler olduğunu, Golgi aygıtı ve endoplazmik retikulumun gelişimi ve mitokondrinin endosimbiyotik olarak yapıya katılmasından önce, yaklaşık 1.8 milyar yıl önce ökaryotik evrim hattından dallandığını ortaya koymuştur. Bu alemin üyeleri de peroksizomdan yoksundur ve bakterilerde bulunanlara benzeyen küçük ribozomlara sahiptirler.





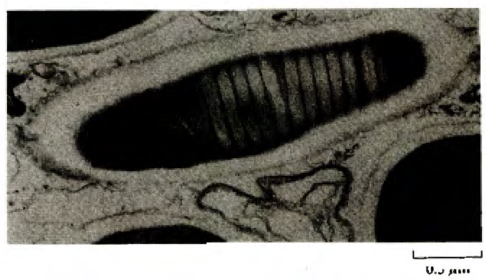
21.1 Bir archaeamobea, *Pelomyxa palustris*
Çok çekirdekli hücre içerisinde bulunan simbiyotik bakterilerin üç türünden ikisi metan üretir. Bir tür, her zaman çekirdek içerisine hapsedilirken diğer ikisi sitoplazmaya yayılır.

Arkezoanın bilinen üç şubesi vardır: Archaeamoebae, Metamonada ve Microsporidia. Archaeamoebae, isminden de anlaşılacağı gibi, ilkel ameboyit organizmalardır. (Amoeboyit terimi ise Yunanca'da değişme kelimesinden gelir ve böyle hücrelerin yalancı ayaklarını uzatıp çekerek, biçimlerini değiştirme yeteneğini yansıtmaktadır; gerçek amipler bu bölüm içerisinde daha sonra tartışılacaktır.) Archaeamoeba'nın en iyi bilinen türü, çok çekirdekli, 200 µm çapındaki birhücreli bir organizmadır (Şekil 21.1). Tatlısu göllerinin çamurunda yaşar ve bünyesindeki mitokondri eksikliğini gidermek için endosimbiyotik yaşayan en az üç bakteri türünü kullanır.

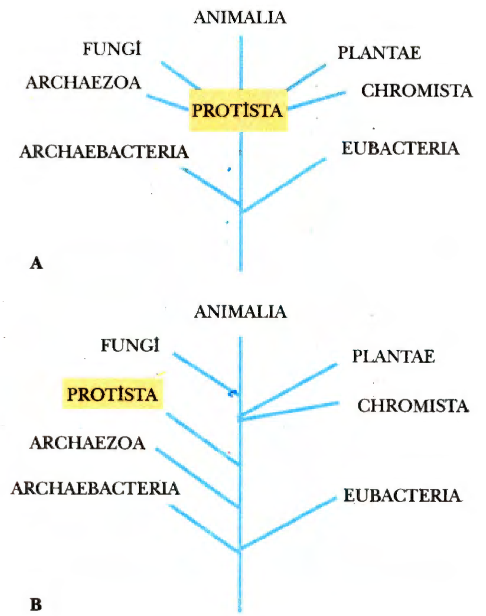
Serbest yaşayan az sayıda metamonad olmasına karşın, çoğunluğu hem omurgalı hem de omurgasız hayvanların bağırsağında parazitik olarak yaşar. Büyük bir çoğunluğu zararsızdır; fakat az sayıda tür hastalık yapıcıdır; örneğin bir tür, hindilerde ciddi mide rahatsızlıklarına neden olur.

Microsporidia üyeleri tamamıyle parazitiktir ve sporla çoğalırlar. Konaklarının çoğu omurgasızlardır; omurgasızların yağ cisimlerini, kofullarını ve benzeri yapılarını enfekte ederler. Bununla birlikte bazı Microsporidia türleri, öncelikle balıkların bazı durumlarda da amfibi ve sürüngen gibi omurgalı hayvanların kaslarına saldırırlar. Bazıları, denizanalarını ve akrabalarını içine alan Coelenterata şubesinde görülen nematositlere (zıpkınlayıcı hücrelerin yakıcı kapsülleri) önemli ölçüde ve şaşılacak derecede benzerlik gösterir (Şekil 21.2).

Archaebacteria alemi gibi Archaezoa da az sayıda tür içeren (büyük bir olasılıkla 400 dolayında) ve yaşamın ilk dönemlerinin evrimiyle ilgili olarak bize bir çok şey anlatabilen relikt alemdir.



21.2 Bir Microsporidia sporu
Bu tür, Pleuronectidae ve Bothidae gibi yassı balıkların parazitidir. Zar içerisinde kat kat sarılan yapı kutup iplikçiğidir. Kutup iplikçiği, sporun hedefe tutunmasında kullanılır. Bu fotoğrafı sayfa 773'deki Şekil 27.12'de verilen nematosit ile karşılaştırınız.



21.3 Protista evrimi ile ilgili birbirine zıt görüşler Morfolojik benzerlikleri önemli gören sistemde (A) birhücreliler, çok hücreli bitki, hayvan ve mantarların öncülü olarak görülmektedir. Biyokimyasal kanıtlara güvenen sistemlerde (B), günümüz birhücrelileri ayrı bir evrimsel hata ait oldukları görülmektedir.

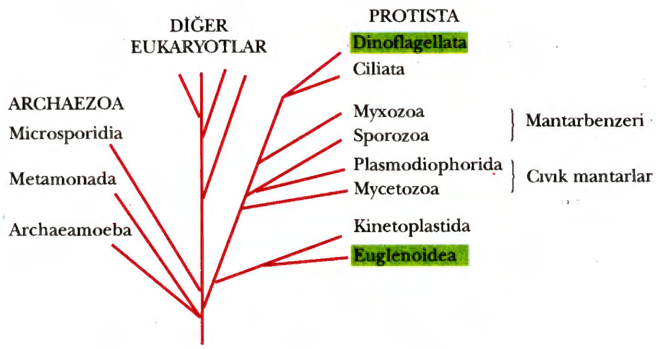
PROTİSTA SİSTEMATİĞİ

Protista aleminin sınıflandırılması, Bölüm 19'da da gördüğümüz gibi zorluklarla dolu bir geçmişe sahiptir (bkz. Tablo 19. 2, s. 544). Bu alem, bazen prokaryotik ve ökaryotik organizmaları içermiş, bazen sadece ökaryotik organizmalarla sınırlandırılmıştır. Bazen, hem protozoa üyelerini ve öglenalar gibi asıl birhücreli gruplarını, hem de aslında çok hücreli olup çok fazla doku farklılaşması göstermeyen kahverengi ve kırmızı algler gibi organizmaları içermiş; bazen de sadece birhücreli olanları kapsamıştır. Bu alem, bazen mantarları bünyesine almış bazen dışarıda bırakmıştır. Kısaca, bitki ve hayvan arasındaki ayırımı ispatlayan ya da küçük bir temel sunan evrimsel düzeyde yer alan bu organizmalar için ayrı bir alem oluşturmaya sık sık gereksinim duyulmuştur; fakat ayırım hatlarının çizileceği yer hakkında bakış açısı değişmektedir.

Son zamanlarda Protista içerisine, öncelikle birhücrelilerin ya da koloni olarak yaşayan ökaryotik grupların (ya da çok basit çok hücreliler ya da çok çekirdek taşıyanlar) konması gerektiğini savunan görüş gittikçe daha fazla kabul görmektedir. Bu gruplardan bazıları bitki benzeri, bazıları mantar benzeri ve bazıları da hayvan benzeri olmalarına karşın birçok özelliği birlikte paylaşırlar. Böylece tüm bitki benzeri birhücreli grupları, kural olarak fotosentetik olmalarına karşın, fotosentetik olmayan ve beslenmeleri bakımından hayvanları andıran birhücrelileride içerirler. Cıvık mantarlar, yaşam döngülerinin bazı evrelerinde mantarlara benzemelerine karşın, diğer evrelerinde ameboyit birhücrelilere önemli ölçüde benzerlik gösterir. Hayvan benzeri birhücrelilerin bazıları bir yere bağlı kalarak yaşarken, bitki ve mantar benzeri birhücrelilerin bazıları oldukça fazla hareketlidir.

Bölüm 19'da gördüğümüz gibi birhücrelilerin evrimiyle ilgili olarak ileri sürülen yorumlar arasında görüş farklılıkları vardır. Bir görüş, birhücrelileri, çok hücreli bitki, hayvan ve mantarların üç ayrı öncülünü simgeleyen organizasyon düzeyine yerleştirir (Şekil 21. 3 A). Diğer bir seçenekte ise birhücreliler, çok hücreli organizmların ortaya çıkmasından daha önce yükselen ayrı bir evrimsel hat olarak görülmektedir (Şekil 21. 3 B). Bitki benzeri ve hayvan benzeri grupları birbirine karıştırarak sunan filogeniyi öne sürmektense, ayrı bir evrimsel yol izlediği konusundaki görüş, amino asit ve nükleik asit sekansı karşılaştırmalarıyla, daha tutarlı gelmektedir. Örneğin, bu görüş, çoğunlukla fotosentetik olan dinoflagellatların, kamçısız hayvan benzeri sillilerle (*Paramecium* gibi) oldukça yakından ilişkisi olduğunu kabul etmekte; fakat çok iyi bilinen kamçılı fotosentetik bir cins olan *Euglena*'yı içeren Euglenoidea diviziyosunun üyeleriyle sadece uzaktan ilişkili olduğunu ortaya koymaktadır. Gerçekte, bu akrabalık ilişkisi öylesine uzaktırki birhücrelilerin üç ya da dört yeni aleme eninde sonunda ayrılacağı konusunda en ufak bir şüphe yoktur. (Önerilmiş; fakat henüz iyice benimsenmemiş bu mantıksal seçenekte, protistayı bir kenara olduğu gibi bırakıp bitkileri, mantarları ve hayvanları, euglenoyitlerin sillilerle olan ilişkisinden birbirine daha yakın ilişkiye sahip olan grupların yer aldığı, tek bir alem içerisinde bir araya toplama fikri yer almaktadır).

Sekans karşılaştırmalı filogeninin geçerliliği konusunda kuşkumuz olmamasına karşın, olduğu gibi tam da değildir - Oysa, bunu



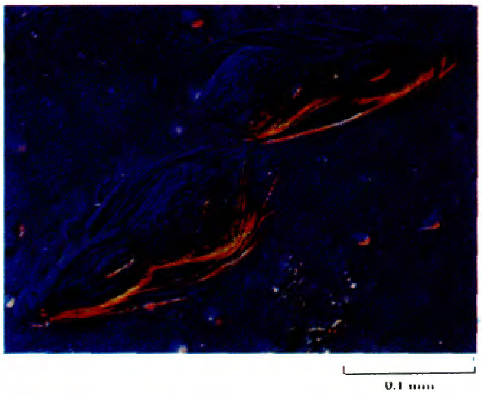
21.4 Archaezoa ve Protista üyelerinin muhtemel filogenisi
Myxozoa ve Mycetozoa'nın dallanma noktaları henüz kesin olarak belirlenmemiştir. Hayvan benzeri birhücrelilerin, birbirleriyle uzaktan akraba iki grup arasına düştüğüne dikkat ediniz. Bu iki grubun her biri aynı zamanda fotosentez yapabilmektedir (yeşille gösterilmiş).

destekleyen daha mükemmel biyokimyasal ve ultrasütrüktürel veriler vardır. Bu bölüm, daha geleneksel bir yol izlenerek, hayvan benzeri/ mantar benzeri/bitki benzeri hatlar olarak düzenlenmiştir. Bu yolla, farklı diviziyo ve şubeler içerisinde yer alan türlerin yaşam tarzları arasındaki en belirgin farklılıkları sergilemek mümkündür.

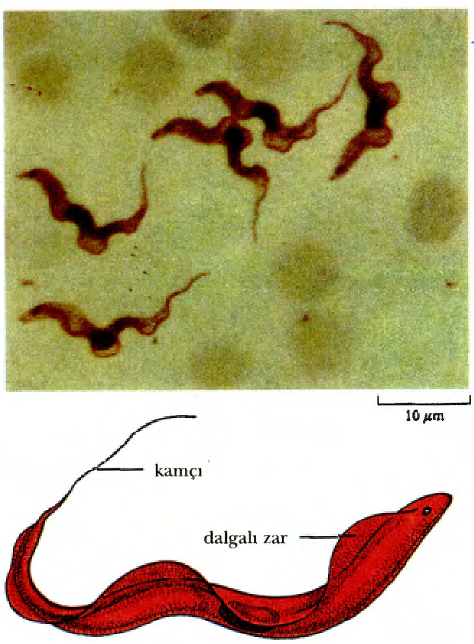
HAYVAN BENZERİ BİRHÜCRELİLER (PROTOZOA)

Protozoa üyelerinin genellikle birhücreli olduğu söylenir. Bununla birlikte, Amerikan Doğa Tarihi Müzesi'nden Libbie Henrietta'nın işaret ettiği gibi "Her bir Protozoa üyesi daha kompleks yapıya sahip bir hayvanın bir hücresine eşdeğer olarak değil, çok hücreli hayvanlar gibi aynı özelliklere ve karakterlere sahip tam bir organizma" olarak kabul etmek gerekir. "Gerekli doku ve organdan yoksun olduklarından, bazıları farklılaşmış hücre kümesi (=yığını) olarak tanımlanır", bir çoğu, "işlevsel olarak çok iyi farklılaşma" da gösterirler. Birhücreliler, organ yerine, işlevsel olarak onlara eşdeğer organellere sahiptir. Diğer bireysel hücrelerinkini fazlasıyla aşan birhücreli hayvanların kompleksliğini (karmaşıklığını) tanımlamada, Hyman ve diğer bir çok biyolog, bu birhücreli organizmaların özelleşmiş farklı hücrelerin oluşturduğu bir topluluk gibi işlev gördüğünü vurgulayarak *acellular (= hücresiz)* organizmalar olarak adlandırmayı tercih ederler.

Birhücreli hayvanlar, deniz, tatlısu ve diğer organizmaların vücudunu da kapsayan çok çeşitli habitatlarda (ortamlarda) –gerçekte nemli olan her yerde–bulunurlar. Çoğunluğu tek başına; fakat bazıları koloni oluşturarak yaşamını sürdürür. Birçoğu serbest yaşar; fakat diğerleri kommensal, mutualistik ya da parazitiktir. Tipik olarak heterotrofturlar. Bazı kamçılı organizmalar, taşıdıkları klorofil sayesinde fotosentez yapmalarına karşın bu organizmalar birçok yazar tarafından birhücreli hayvan olarak düşünülür. Biz, bu bitki benzeri



21.5 Termitlerin sindirim sisteminde yaşayan bir kamçılı, *Trichonympha*
Bu kamçılı, termitin besinlerinde bulunan selülozun sindirilmesine yardımcı olur.



21.6 Afrika uyku hastalığına neden olan *Trypanosoma gambiense*
Üstte: Kırmızı kan hücreleri arasında birhücrelilerin fotoğrafı. Altta: *Trypanosoma*'nın genel yapısını gösteren çizim resim.

formları, birhücreli çeşitli alg gruplarına ait olduğunu kabul ederek bu bölüm içerisinde daha sonra tartışacağız; ya da bazıları yeşil alglere ait olduğu düşünülerek Bölüm 22'de tarşılacaktır.

Heterotrof beslenen birhücreli hayvanlar, Bölüm 27'de ayrıntısıyla tartışılacağı gibi, besin partiküllerini genellikle besin kofulları içerisinde sindirirler. Gaz değişimi için ayrı organelleri olmadığından hücre zarı, gaz değişim yüzeyi olarak hizmet eder. Özellikle tatlısu gibi hipotonik ortamlarda yaşayan bir çok tür, özellikle ozmoregülasyonda işlev gören vurgan kofullara sahiptir (Bölüm 31'de açıklanacağı gibi; bkz. Şekil 31.9-31.11, s.891-893). Azotlu atıklar az miktarlarda vurgan kofullarla atılabilirse de, büyük çoğunluğu, amonyak olarak hücre zarından diffüzyonla dışarı salınır. Hareket yalancı ayak oluşumuyla, sillerin ya da kamçının çırpılmasıyla sağlanır. Bir bireyin çok sayıda sil taşıdığı durumlarda, bu sillerin hareketi, sillerin kaide taneciklerini birbirine bağlayan bir fibril sistemiyle düzenlenir. Bu fibriller ya da hücre zarı, çok hücreli hayvanların sinirlerindeki gibi uyarı iletme özelliğine sahiptir. Üreme, bazen eşeyli bazen eşeysizdir. Tatlısularda yaşayan ya da parazitik olan birhücreli hayvanların çoğu, koşullar elverişsiz olduğu zaman kist oluşturabilirler. Çevrelerine kalın ve dayanıklı bir kılıf salgılayarak dormant duruma geçerler.

Birhücreli hayvanlar Kinetoplastida ve Ciliata olmak üzere iki gruba bölünmüştür. Bunlar yapısal olarak birbirlerine benzer; fakat büyük bir olasılıkla yakından akraba olmayan organizmaların oluşturduğu heterojen bir topluluktur. Bu iki grubun birbirleriyle olası akrabalık ilişkisi Şekil 21.4'de işaret edilmiştir. Protozoa'yı Protista aleminin bir üyesi olarak ele alan biyologlar, bu iki grubu şube olarak kabul eder. Biz bu sistemi izleyeceğiz.

KİNETOPLASTİDA

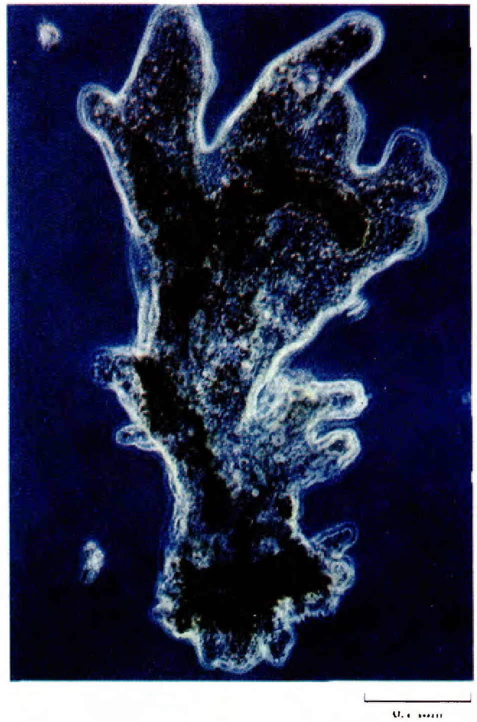
Kinetoplastida, Mastigophora ve Sarcodina olmak üzere iki alt şube içerir. Bu iki altşubenin her ikiside, mitokondrilerinde disk şeklinde krista taşımalarıyla ayırt edilir. Bu kristalar, mitokondrinin iç zarına birer sapla bağlanmış yassı diskler şeklindedir.

Mastigophora (= Kamçılılar) Mastigophora (aynı zamanda Zooflagellata'da denir) alt şubesinin üyeleri, genel hareket organeli olarak kamçı taşıyan birhücreli hayvanlardır. Birhücreli hayvanlar içerisinde kamçılıların en ilkel olduğu görülmektedir ve büyük bir olasılıkla diğer Protozoa gruplarının bazıları (–büyük bir olasılıkla tümü) onlardan köken almıştır. Bazı Mastigophora üyeleri, serbest yaşayan sucul organizmalardır, fakat çoğunluğu bitki ve hayvanların vücudunda simbiyotik olarak yaşar. Örneğin, birkaç tür, termitlerin bağırsağında yaşayarak, termitler tarafından alınan selülozun sindirilmesine zorunlu olarak yardım eder (Şekil 21.5).

Bir parazitik kamçılı cinsi olan *Trypanosoma,* insanda ve evcil hayvanlarda birkaç hastalığa neden olur. Örneğin, *Trypanosoma gambiense* (Şekil 21.6) Afrika uyku hastalığının[1] etkenidir. *Trypanosoma* üyeleri, konaklarının kanında yaşayarak orada çoğalır ve metabolizma ürünü olarak oluşan zehirli maddelerini kana verirler. Onlar insanda ve evcil hayvanlarda (fakat Afrika'nın yerli yabanıl memelilerinde

[1] Afrika uyku hastalığı, ensefalitis olarak bilinen ve virüslerin neden olduğu uyku hastalığı ile karıştırılmamalı

değil) daha sonra sinir sistemine saldırarak uyuşukluğa ve sonunda ölüme yol açarlar. *Trypanosoma* üyeleri konaktan konağa, kan emen çeçe sineği (*Glossina* cinsi) tarafından yayılır. Bir çeçe sineği, hastalık taşıyan hayvandan kan emdiği zaman bir miktar *Trypanosoma* bireyi sineğin bağırsağına alınır ve burada çoğalarak gelişimle ilgili bazı değişiklikleri geçirir. Daha sonra sineğin tükrük bezlerine göç ederek orada ilave değişiklikler geçirir ve çoğalmaya devam eder. Eğer bu sinek, şimdi, hastalık taşımayan bir omurgalıyı ısırırsa, bazı *Trypanosoma* bireyleri tükrük bezlerinden omurgalı konağa aktarılır. Akfrika'nın büyük bir kısmını insanlar için hemen hemen oturulamaz hale getiren uyku hastalığını kontrol etmek zordur. Çünkü birçok yabanıl hayvan *Trypanosoma* için, sürekli kaynak olarak hizmet etmektedir. Çeçe sineğinin ortadan kaldırılmasıyla bu hastalık yok edilebilir; fakat bu muazzam bir girişim gerektirir. Daha öncede gördüğümüz gibi, *Trypanosoma* bireylerinin, kendi genlerini periyodik olarak değiştirme yeteneğine sahip olmaları ve bu yolla bağışıklık sisteminin özgün olduğu yüzey proteinlerinin değiştirilmesi, uyku hastalığının tedavisini güçleştirmektedir (bkz s. 404).

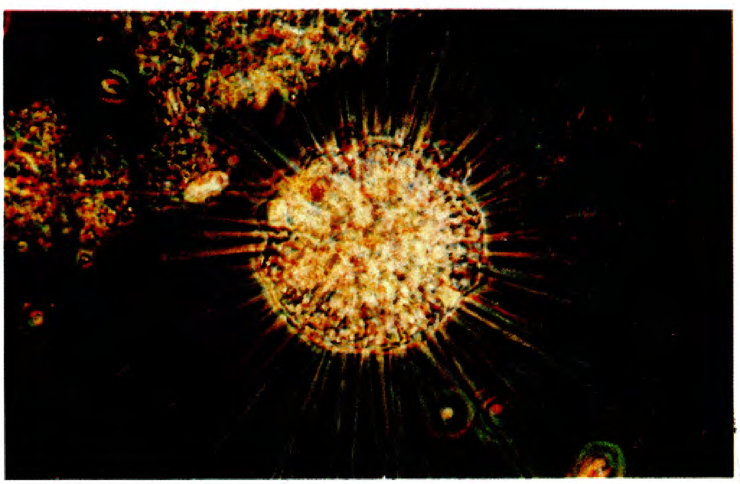


21.7 **Bir amoeboyit birhücreli, *Pelomyxa caroliensis***
"Amoeboid" terimi, Yunanca'da "değişme" kelimesinden gelmektedir ve birçok parmak şeklindeki uzantıyı dışarıya uzatıp geri çekmek suretiyle hücrenin biçimini değiştirmeyi tanımlar.

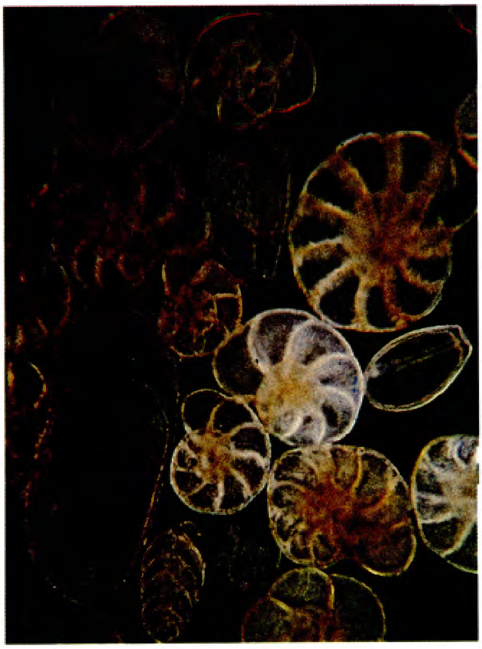
Sarcodina (=Kökbacaklılar, Amipler) Sarcodina altşubesinin üyeleri ameboyit birhücreli organizmalardır. Kamçılıların yaşam döngülerinde ameboyit evre geçirildiğinin gözlenmesi ve diğer taraftan bazı kökbacaklıların kamçılı evreye sahip olmaları, onların kamçılılarla yakın akrabalık ilişkisi olduğunu vurgulamaktadır.

En çok bilinen kökbacaklılar, tatlısularda yaşayan *Amoeba* cinsine ait kabuksuz amip türleridir. Bu türlerin asimetrik vücutları devamlı biçim değiştirerek, hem harekette hem de fagositoz yoluyla beslenmede işlev gören yeni yalancı ayaklar meydana getirir. Besinlerini, küçük algler, diğer birhücreli hayvanlar ve hatta tekerlekli hayvanlar ve yuvarlak solucanlar gibi bazı küçük çok hücreli hayvanlar oluşturur.

Sarcodina içerisinde aynı zamanda kendi çevrelerine sert kalker ya da silisli kabuk salgılayan (yani, kalsiyum karbonat ya da silis içeren kabuklar) birkaç birhücreli hayvan grubu da yer alır. Bu kabuklar genellikle son derece zarif ve karmaşık yapılı olup türlerin teşhisinde kullanılabilir. Kabuklu amiplerin yalancı ayakları genellikle in-



21.8 **Uzun ve sivri yalancı ayaklara sahip bir kökbacaklı (*Actinosphaerium*)**



21.9 Kalkerli foraminifer kabuklarından bir grup

ce ve sivridir (Şekil 21.8); bazı formlarda bu yalancı ayakların hareket işlevi yoktur, özellikle beslenme aygıtı olarak hizmet eder. Bu tip yalancı ayaklar avın etrafını çevirmez; fakat bir kapan gibi işlev görür. Av, yalancı ayağa dokunduğu zaman, yalancı ayağın yüzeyini kaplayan mukus şeklindeki yapışkan salgıya yapışarak yakalanır. Bu salgı büyük bir olasılıkla avın sindirimini başlatan proteolitik (protein parçalayan) enzimler içermektedir. Av, daha sonra besin kofulu içerisine alınarak hücrenin iç kısmına doğru çekilir (sürüklenir).

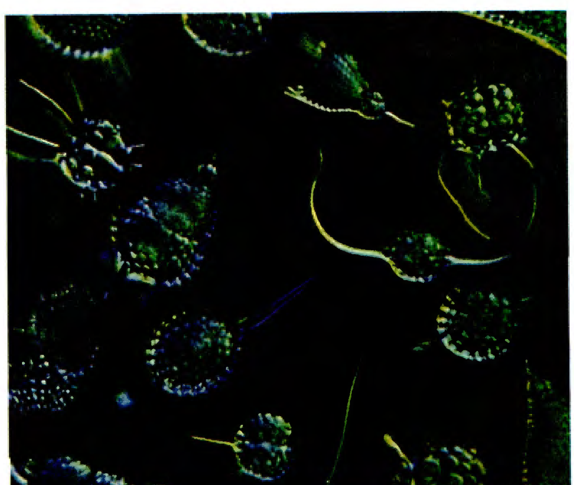
Kabuklu kökbacaklıların iki grubu olan Foraminifera ve Radiolaria, yeryüzünün jeolojik tarihinde çok büyük rol oynamıştır. Her iki grupta okyanuslarda son derece yoğundur ve bireyler öldüklerinde kabukları dip çamurunun önemli bileşeni olmaya başlar. Forominiferlerin (Delikliler) (Şekil 21.9) kalkerli kabukları, özellikle 2500–4500 m. derinliklerdeki çamurlar içerisinde yaygındır; bundan daha fazla derinliklerde, suyun karbondioksit içeriği arttığından kabuklar çözünmeye başlar. Okyanusların derin kısımlarının zemininde yeralan çamur (ooz), büyük ölçüde Radiolaria'ya ait organizmaların silisli kabuklarından oluşmuştur (Şekil 21.10). Bu her iki grup, çok uzun zaman önce oldukça yoğun olarak bulunmaktaydı. Foraminifera fosilleri, Kambriyen peryoduna kadar geri gitmektedir. Radiolaria fosilleri ise Prekambriyen yaşıtlı kayaçların içerisinde bulunmaktadır. Şu anda yeryüzünde bulunan kireçtaşı ve tebeşirin çoğu Foraminifera kabuklarının birikmesiyle oluşmuştur. Radiolaria kabukları ise çert (chert = kuvars) gibi silisli kayaçların oluşumuna katkıda bulunmuştur.

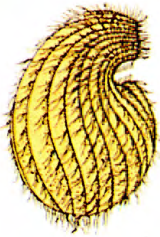
CİLİATA (=SİLLİLER)

Ciliata şubesi, iki protozoa şubesinin daha büyüğü ve aynı zamanda da daha homojenidir. Sekans analizleri, bu şubeyi Dinoflagellata ile birlikte Kinetoplastida'dan daha uzağa yerleştirir (bkz. Şekil 21.4).

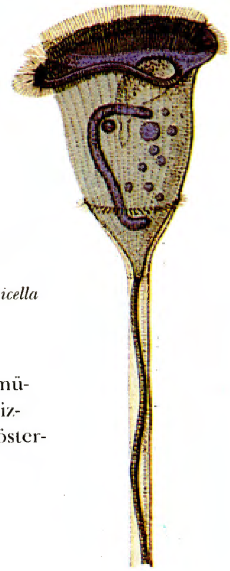
İsminden de anlaşılacağı gibi, silliler hareket organeli olarak çok sayıda sile sahiptirler (Şekil 21.11 ve 21.12). Türlerin büyük çoğunluğunda yaşam boyunca siller mevcuttur; fakat bazılarında (Suctoria) ergin dönemde sil bulunmaz. Herhangi bir birhücrelide bulunan organeller bakımından en büyük ayrıntıyı silliler göstermekte-

21.10 Silisli radiolaria kabuklarından bir grup





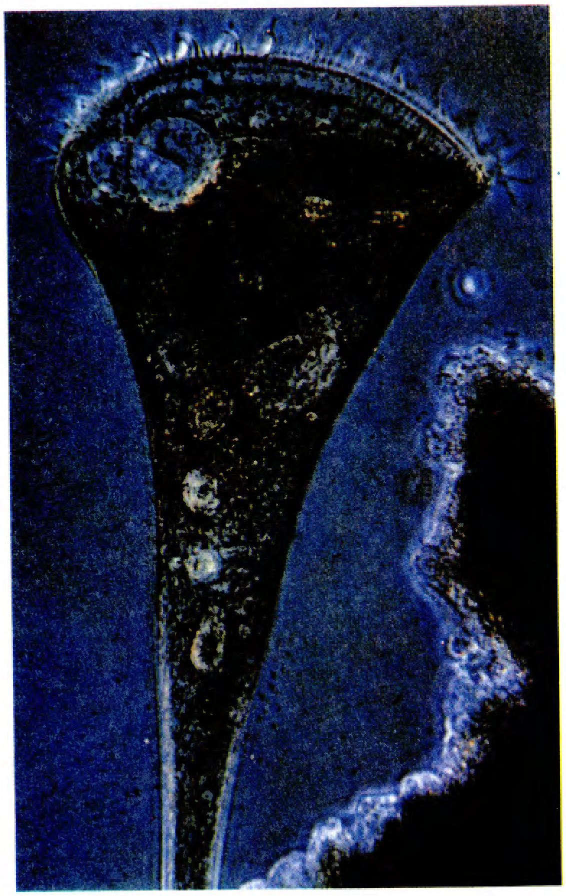
Colpoda cucullus



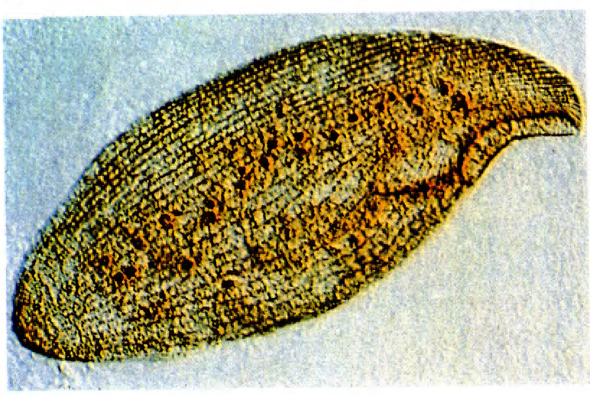
Vorticella

21.11 Sillilere ait olan iki birhücreli
Çizimler, "acellular=hücresiz" teriminin mükemmel uygulandığı bu birhücreli organizmaların oldukça kompleks olduklarını göstermektedir."

21.12 Sillilere ait üç örneğin fotoğrafları.
(A) *Stentor*, (B) *Loxoda*, (C) *Dileptus*.



A



B





21.13 Canlı bir sillinin, Nomarski optik aleti ile görünüşü
Bu teknik, organizmaya zarar vermeksizin iç ayrıntılarının çalışılmasına izin verir. Büyük çekirdek, hücrenin merkezine yakın bir yerde görünmektedir.Çekirdeğin altında, sol tarafa doğru ise küçük,birbiriyle kaynaşan keseciklerin doldurduğu birkaç tane kasılgan koful görülmektedir. Bu keseciklerin bazılarının enbüyük kofulun çevresinde yer aldığı görülebilir. Hücre, diyatomeler ve ipliksi formlardan oluşan alglerle dolu, çeşitli biçimlere sahip çok sayıda besin kofulu içermektedir. Dizilmiş durumdaki patlatılmamış trikosistler, plazma zarının hemen altında, sağda, görülebilir.

dir (Şekil 21.13); bu nedenle "acellular" terimi en iyi şekilde sillilere uygulanır. *Paramecium* gibi cinslere bağlı türler, sillerin çırpılmasıyla yaratılan su akıntısıyla sürüklenen besin partiküllerinin içine girdiği özel bir ağız oluğuna ve hücre yutağına ve genellikle sindirilemeyen atıkların besin kofulundan çıkarılarak içerisinden geçip dışarı atıldığı "hücre anüsüne" sahiptirler. Sillerin kaidesini iletken lifler (fibriller) birbirine bağlar ve çoğunlukla çok hücreli hayvanların kas sistemine analog olan kasılgan liflerden (bazen çizgili) meydana gelmiş bir sistem vardır. Hücrenin pelikülü (plazma zarının hemen altında bulunan protein tabaka) içerisinde bazen bulunan dayanıklı plakalar, birlikte bir "iskelet" oluşturur. Bazı türlerde, bireyin kendisini substrata bağladığı uzun bir sap bulunur (Şekil 21.11 ve 21.12 A). Az sayıda tür, avı yakalamak için tentaküllere sahiptir. Bazıları ***trikosist*** adı verilen zehirli ipliksi zıpkınlarını fırlatabilir (Şekil 21.13). Trikosistler, predatörlere karşı savunmada, avı yakalamada ya da beslenme süresince organizmayı substrata bağlamada işlev görebilir. Sölenterlerin nematositleri (s. 772 de açıklandığı gibi) trikosistlere benzer ve bu benzer organeller için tek bir endosimbiyotik orjin (=köken) ileri sürülmüştür.

Silliler, iki tip çekirdeğe sahip olmalarıyla diğer tüm birhücrelilerden farklıdır. Büyük bir makronukleusa ve bir ya da daha fazla sayıda küçük mikronukleusa sahiptirler. Poliployit olan makronukleus (*Paramecium aurelia*'da yaklaşık 860–ployit), hücrenin metabolizmasını kontrol eder. Bu gen amplifikasyonunun özel bir tipidir. Diployit olan mikronukleus, sadece üremeyle ve makronukleusu meydana getirmeyle ilgilidir. Genellikle enine ikiye bölünmek suretiyle gerçekleşen eşeysiz üreme süresince mikronukleus mitotik[2] olarak bölünür. Makronukleusun bölünmesinde, önce DNA repkilasyonu gerçekleştiğinden ve her bir kardeş çekirdeğin kalıtsal materyaldan tam

[2] Sillilerin mikronukleuslarının çekirdek zarı mitoz süresince kaybolmaz ve iğ iplikleri zarla çevrili çekirdeğin içinde meydana gelir.

bir takım aldığından dolayı, bu bölünme olayı göründüğünden daha muntazamdır.

Sillilerin birçoğu, bazen ***konjugasyon*** adı verilen bir eşeyli üreme olayıyla çoğalır. Çiftleşmek için uygun olan iki birey yan yana gelerek ağız bölgesinden birbirine yapışırlar; temas alanlarında da kısmen kaynaşma vardır (Şekil 21.14). Ardından mikronukleus mayozla bölünür (Şekil 21.15 B). Daha sonra her bir hücrede meydana gelen haployit mikronukleuslardan biri dışındakiler parçalanarak kaybolur; makronukleusta genellikle kaybolur. Varlığını sürdüren "gamet" çekirdeği mitozla kendisini eşler. Her bir hücrede bulunan bu iki çekirdekten birisi hücrede kalarak dişi çekirdek olarak işlev görür; ikincisi ise diğer hücrenin içerisine hareket eder ve döllenme olayında hücrenin dişi çekirdeği ile kaynaşır (Şekil 21.15 D, E). Böylece her bir hücre, çekirdek verip karşılığında çekirdek aldığı için hem erkek hem dişi olarak davranmış olur. Bu iki hücre birbirinden ayrıldığı zaman, her biri, rekombinasyon yapmış, yeni diployit çekirdeğe sahiptir. Bu çekirdek, daha sonra, bir ya da daha fazla bölünme geçirir. Böylece meydana gelen çekirdeklerin bazıları makronukleusa gelişir. Değişik sayıda sitoplazmik bölünmenin ardından, her hücre için normal sayıda mikro–ve makronukleus sağlanarak yenilenmiş olur.



21.14 Konjugasyon yapan iki *Stylonychia* bireyi

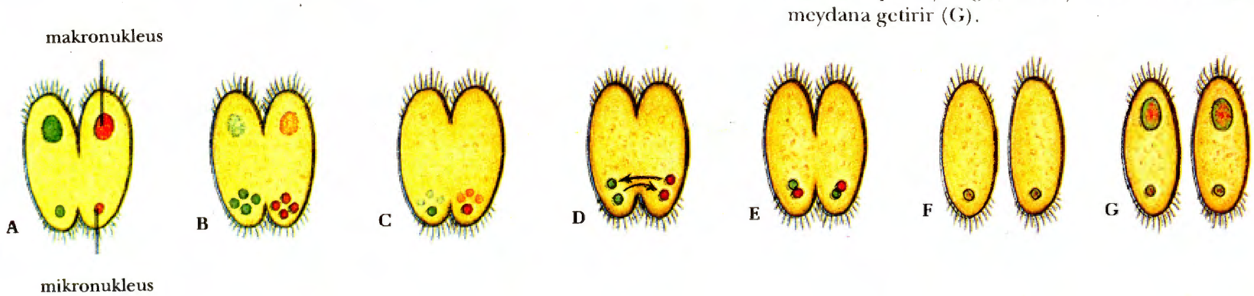
MANTAR BENZERİ BİRHÜCRELİLER

Gelişmişliği Protista düzeyinde olan mantar benzeri organizmaların birkaç büyük grubu arasında uygulanması kolay olması bakımından, iki kategori tanımladık: (1) Daha geneleksel sınıflandırmalarda gerçek mantarlar olarak düşünülen; fakat birhücreli ya da çok basit çok hücreli düzeyinde olup hücre duvarına sahip olmayan ya da hücre duvarlarında kitinden (gerçek mantarların ayırt edici özelliği) ziyade selüloz içeren mantarların bulunduğu diviziyo[3] ve (2) genellikle gerçek mantarlardan ayrı olarak yerleştirilen ve cıvık küf mantarları olarak adlandırılan diviziyo.

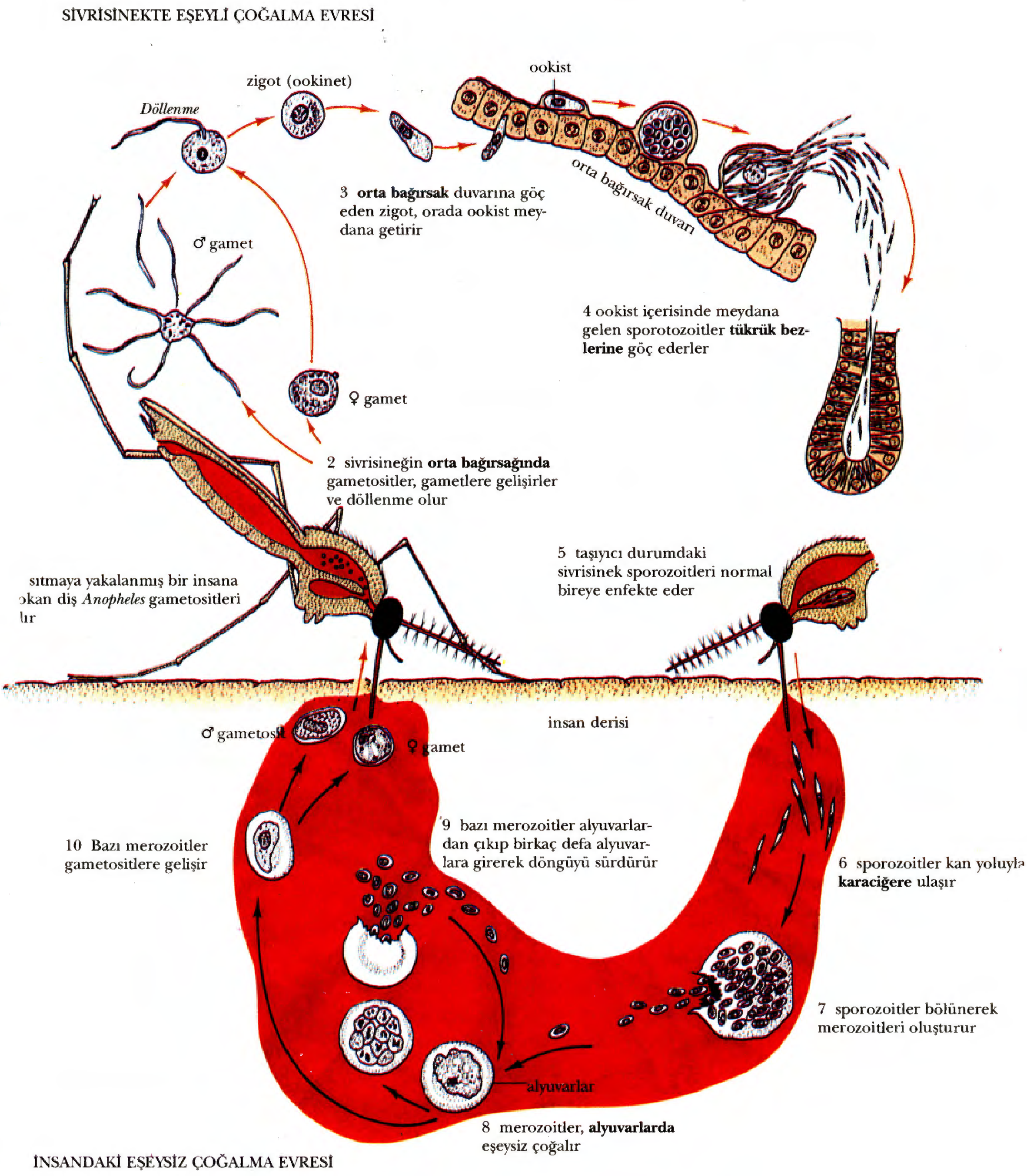
PROTOMYCOTA (MANTAR BENZERİ BİRHÜCRELİLER)

Sporozoa Mantar benzeri birhücrelilerin yegane büyük grubu Sporozoa'dır. İsimlerinden de anlaşılacağı gibi, Sporozoa üyeleri, yaşam döngülerinde genellikle hastalık yapma özelliğine sahip spor benzeri kist evresine sahiptirler. Özel hareket organellerinden yoksundurlar (erkek gametlerdeki dışında). Tümü iç parazittir ve genellikle karmaşık yaşam döngüleri vardır. Bu organizmalar, insandaki sıtma-

[3] "Diviziyo" ve "şube" eşit terimlerdir. "Şube" hayvan ve hayvan benzeri organizmalara, "diviziyo" bitki ve bitki benzeri organizmalara uygulanır.



21.15 Sillilerde konjugasyon
Konjugasyon yapan sillilerden her birinin mikronukleusu mayoz bölünme geçirir, makronukleusu ise kaybolur (B). Her bir organizmada bulunan bu haployit çekirdeklerden biri dışındakiler yitirilir (C). Varlığını sürdüren çekirdek, duplike olur (sayısı iki katına çıkarır) ve bir kopyası karşı eşe verilir (D). Burada, iki çekirdek kaynaşarak diployit yeni mikronukleus oluşur (F). Daha sonra kromozomlar artarda replikasyon geçirerek yeni makronukleusu meydana getirir (G).

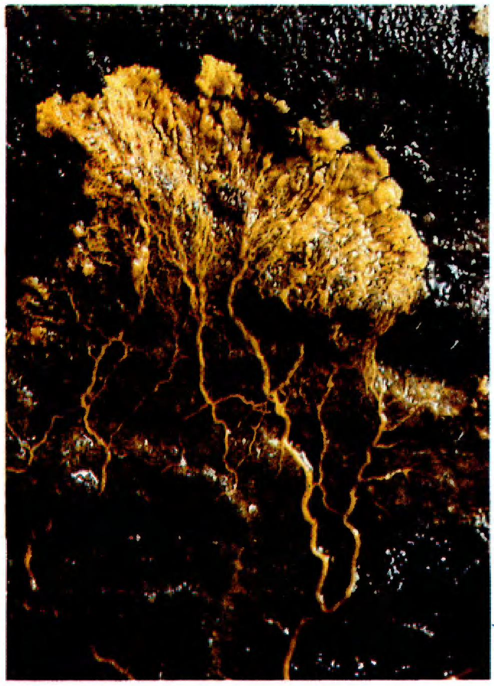


21.16 Sıtma etkeni olan *Plasmodium*'un yaşam döngüsü

yı da içine alan çok çeşitli ciddi hastalıklara neden olurlar. Hem evcil hem de yabanıl hayvanlarda benzer şekilde ciddi hastalıklara yol açarlar.

Bildiğiniz gibi, *Plasmodium* cinsine bağlı türlerin neden olduğu sıtma, bir konaktan diğerine *Anopheles* cinsine ait dişi sivrisinekler tarafından taşınır. Sivrisinek bir kişiye sokup kan emmeye başladığı zaman kana, kanın pıhtılaşmasını önleyen kimyasal madde içeren tükrük salgılar ve bununla birlikte çoğunlukla sporozoyit evresindeki plasmodyum hücrelerini de kana verir (Şekil 21.16:5). Sporozoyitler bireyin kanına girer ve kan dolaşımıyla karaciğere taşınır. Orada karaciğer hücrelerine girerek 5-15 gün süreyle gelişir. Sonra her bir sporozoyit, merozoyit adı verilen, çok sayıda yeni hücreleri oluşturmak üzere bölünür. Bunlar karaciğer hücrelerinden salınarak alyuvarlar içerisine girereler ve orada eşeysiz çoğalarak ilave merozoyitleri oluştururlar. Enfekte olmuş tüm alyuvarlar, düzenli aralıklarla, (sıtmanın bir tipinde 48 saatte; bir tipinde 72 saatte) patlayarak yeniden alyuvarlara girecek olan merozoyitleri ortama verir ve eşeysiz üreme olayı tekrarlanır. Böylece en yaygın sıtma türünde, alyuvarların patlatılmasıyla her 48 saatte bir defa çok sayıda merozoyit kan dolaşımına verilir. Konak, merozoyitlerin, her defa, bu şekilde kana verilişini titreme ve vücut sıcaklığının yükselmesiyle (ateş) hisseder. Bu belirtiler büyük bir olasılıkla alyuvarların patlatılmasıyla toksinlerin kana verilmesinden kaynaklanmaktadır.

Merozoyitlerin bazıları nihayet ya erkek ya da dişi gamet olabilecek özel eşeysel hücrelere gelişirler. Bununla birlikte onlar insan kanında kaldığı sürece gamet olarak olgunlaşmayacaktır. Fakat eğer, bir sivrisinek bu hücreleri içeren kanı emerse, sivrisineğin orta bağırsağında gelişimlerini tamamlarlar. Daha sonra, erkek gametler dişi gametleri döller ve böylece zigot meydana gelir. Zigot, amipsi hareket edebilir ve bağırsak duvarı içerisine girerek kist haline geçer. Bu kist içerisinde geçirilen bir seri bölünme sonunda yeni sporozoyitler meydana getirilir. Kist patlatıldığında sporozoyitler ortama verilir. Bu sporozoyitler sineğin tükrük bezlerine göç ederek sinek beslendiği zaman yeni bir omurgalı konağa taşınır. Sıtmayı kontrol altına almayla ilgili çabalar, büyük ölçüde *Anopheles* sivrisineğini ya doğrudan böcek öldürücü ilaçların (insektisit) kullanılmasıyla ya da dolaylı olarak üreme alanlarının tahrip edilmesi yoluyla, ortadan kaldırmaya yöneliktir.

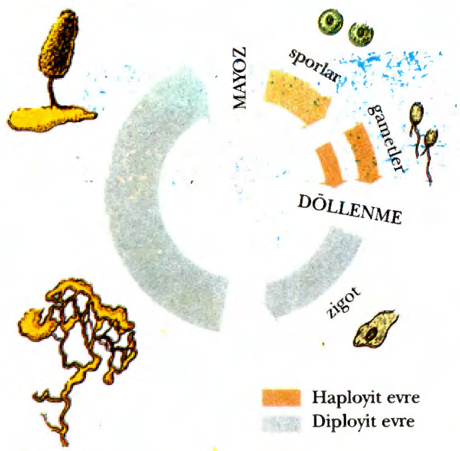


21.17 Sarı cıvık küf mantarının (*Hemitrichia stipitata*) plazmodyumu

GYMNOMYCOTA (CIVIK KÜF MANTARLARI)

Cıvık küf mantarları, yaşam döngülerinin bazı evrelerinde kesinlikle hayvan benzeri, bazı evrelerinde bitki benzeri özellikler gösteren ilginç organizmalardır. Bu organizmalar çoğunlukla, zoologlar tarafından hayvanlar alemi içerisinde birhücreliler arasına yerleştirilirler; botanikçilerin geleneksel olarak yaptıkları sınıflandırmalarda bitkiler alemi içerisinde mantarlar arasına yerleştirirler ve hatta bazı sistemlerde ayrı bir alem olarak bile sınıflandırılırlar. Sekiz alem kabul edildiğinde, Protista içerisine yerleştirmenin en iyi yol olduğunu görülmektedir.

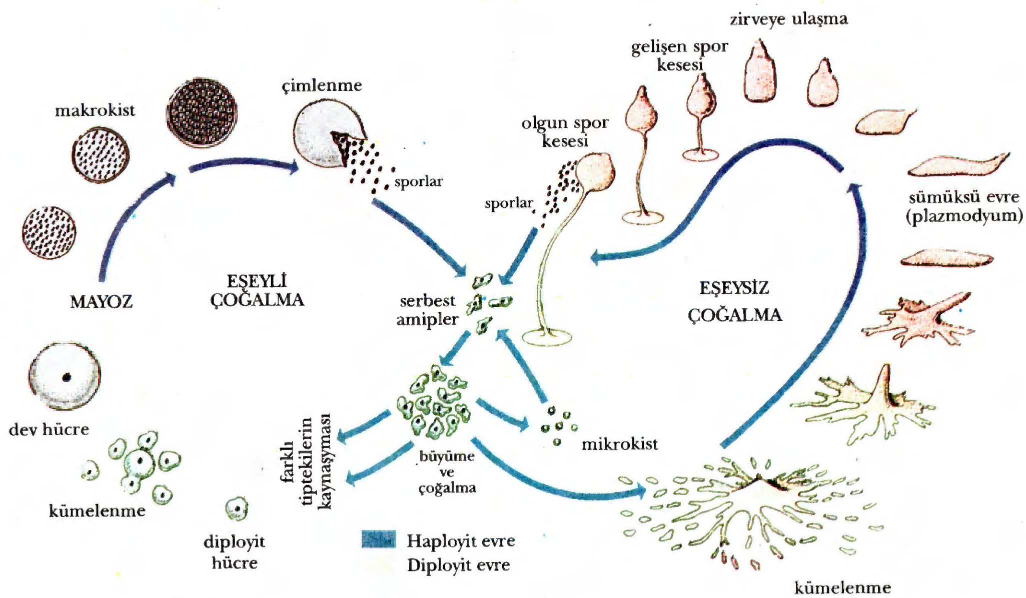
Serbest yaşayan cıvık küf mantarlarını içeren Mycetozoa diviziyosunun iki sınıfı, genellikle nemli topraklar üzerinde, çürümekte olan kütüklerde, küflü yapraklar üzerinde ya da ıslak odunlar içerisinde



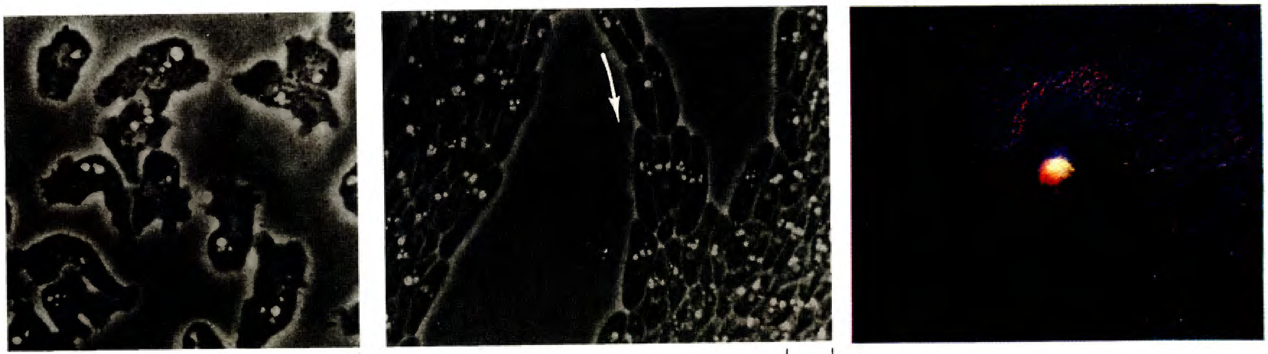
21.18 Gerçek cıvık küf mantarının yaşam döngüsü
Tanımlama için metine bakınız.

bulunan çürümekte olan diğer organik maddeler üzerinde bulunur ve gelişirler. Bulundukları yerlerde yapışkan sümüksü bir kitle gibi parıldarlar. Bazen beyaz; fakat çoğunlukla kırmızı ya da sarı renklidirler (Şekil 21.17).

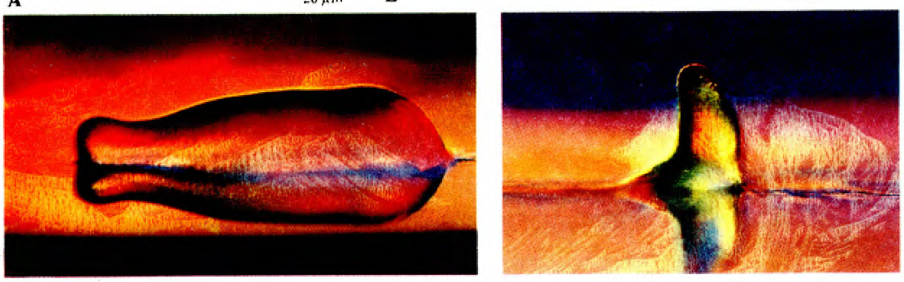
Gerçek cıvık küf mantarlarında (Myxoida sınıfı) yaşam döngüsünün vejetatif evresi, ***plasmodium*** adı verilen diployit, çok çekirdekli (sönositik) ve ameboyit büyük bir kitledir. Plazmodyum yavaşca hareket eder ve fagositoz yoluyla organik madde partikülleriyle beslenir. Böylece, çıplak plazmodyumun davranışı, hayvan gibidir. Bununla birlikte belirli koşullar altında plazmodyum hareketsizleşip bir yerde sabit kalarak, ya basit bir yuvarlak kitle şeklinde ya da oldukça zarif ve saplı organlar şeklinde olabilen "***spor kesesi***" geliştirirler. Bu evrede organizmanın davranışı ve görünüşü bitki gibidir. Mayoz, spor keselerinin ***sporangiyumları*** (spor üreten yapılar) içerisinde gerçekleşir ve böylece oluşan haployit hücreler spor olarak ortama salınır. Sporların hücre duvarı selüloz içerir. Sporlar çimlendiği zaman, kamçılı çıplak gametleri meydana getirirler. Bunlar çiftler halinde kaynaşarak, bir süre sonra kamçılarını yitirerek ameboyit olacak olan zigotları meydana getirirler. Bu ameboyit yapı, substrat üzerinde hareket ederek bakteri ve diğer organik maddeleri alıp kofullarında sindirirken diployit çekirdeği, sitokinezin eşlik etmediği bir seri mitotik bölünme geçirir. Bu yolla, zigot uzunluğu 25 cm'ye (5-8 cm daha yaygın uzunluk olmakla birlikte) kadar çıkabilen çok çekirdekli plazmodyuma gelişir. İki ya da daha fazla zigotun ya da genç plazmodyumların sitoplazmalarının kaynaşmasıylada bir miktar büyüme olabilir. Özetle, yaşam döngüsünde diployit ameboyit plazmodyum evresinden, spor üreten ve bir yerde sabit kalan plazmodyum evresine, buradan haployit sporlara, kamçılı gametlere, zigota ve tekrar ameboyit plazmodyum evresine giden bir yol izlenir (Şekil 21.18).



21.19 Hücreli cıvık küf mantarının yaşam döngüsü
Tartışma için metine bakınız.



A 20 μm B 20 μm G



D E



F

21.20 Hücreli cıvık küf mantarlarından *Dictyostelium* (A) Serbest yaşayan evrede her bir hücre, düzensiz şekilli bir amiptir. (B) Kümeleşme başladığında hücreler uzunlamasına şekil alırlar ve kutuplaşırlar; hücrelerin birbirinden farklı ön ve arka uçları gelişir ve yönelinen doğrultuda hareket etmeye başlarlar (burada okla işaret edilmiştir). (C) Kümeleşme (pseudoplasmodia), cam yüzeyi üzerinde oluşan ve amibin uzun akıntılı kollarının kümenin merkezinde huni şeklinde odaklandığı bir olaydır.(D) Cam yüzeyinde hareket eden bir pseudoplazmodyum. (E) Sap oluşturmaya başlayan bir pseudoplazmodyum. (F) Eşeysiz evrenin ulaştığı son evre olan "fruiting body".

Hücreli cıvık küf mantarlarının (Acrasioida sınıfı) yaşam döngüsü, gerçek cıvık küf mantarlarınınkinden oldukça farklıdır. Günümüzdeki kanıtlar, bu iki grubun büyük bir olasılıkla birbiriyle yakından ilişkili olmadığını ve burada olduğu gibi ayrı diviziyolara yerleştirilmesinin daha uygun olacağını ileri sürmektedir[4].

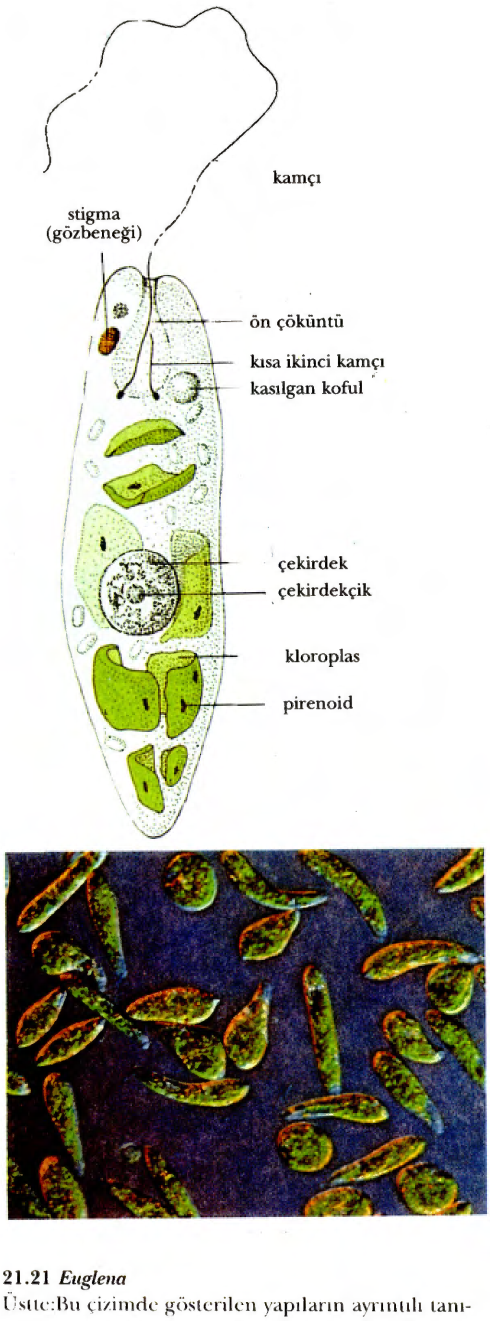
Hücreli cıvık küf mantarlarında, sporlar kamçılı gametlere gelişmek yerine, her biri bir haployit çekirdek taşıyan, toprakta serbest yaşayan ameboyit hücrelere dönüşürler (Şekil 21.19 ve 21.20 A). Bu amipler, bakteri ve diğer organik maddeler üzerinde beslenir. Bu beslenme evresi boyunca amipler, tekrar tekrar bölünerek (hem mitoz hem de sitokinez olur) çok çekirdekli plazmodyumdan ziyade birbirinden bağımsız bir çekirdekli kardeş hücreler meydana getirir. Çevredeki besin stokları tükenmeye başlayınca, amiplerin davranışı aniden değişir. Çevresel koşullara bağlı olarak, biri eşeyli diğeri eşeysiz olmak üzere birbirinden oldukça farklı iki döngü olasıdır. Çoğu zaman amipler eşeysiz döngüye girer: beslenmelerini durdurarak merkezi bir toplanma noktasında bir araya gelerek kümelenir ve sümüksü ***pseudoplasmodyumu*** meydana getirirler (Şekil 21.20 C, D). Bireysel haployit hücreler kaynaşmayarak sümüksü kitle içerisinde ayrı benliklerini korurlar. Böylece, hücreli cıvık küf mantarlarının diployit çok çekirdekli plazmodyumlarından çok farklıdırlar. Bu sümüksü kitle bir süre çevrede hareket edebilir; fakat sonunda hareketsizleşir ve eşeysiz evrenin sonunda içinde yeni sporların üretildiği saplı spor kesesini oluşturur (Şekil 21.20 C). Bu döngünün herhangi bir eşeyli olay içermediğini ve tüm hücrelerin görünüşte haployit olduğuna dikkat ediniz.

Çok nemli koşullar altında, yani toprak spor keselerini su altında

[4] Bir diğer küçük grup olan Plasmodiophoroida da, üyeleri cıvık küf mantarlarıyla muhtemelen yakından ilişkili olmamasına karşın, genellikle Gymnomycota içine konur. Onlar endoparazittir.

bırakabilecek kadar ıslak olduğu zaman, sporların yayılımını güçleştirerek serbest yaşayan amiplerin biraraya gelip sesil bir kümenin oluştuğu farklı bir döngüye girmeye zorlanır. Eğer şans eseri olarak bu kümeyi oluşturmaya başlayan ilk iki amip farklı eşeyliyseler, eşeysel rekombinasyonun gerçekleştiği bir seri olay gelişir. İki çekirdek birleşir ve yeni hücreler biraraya geldiği zaman onlar fagositoz yoluyla sindirilir. Başlangıçtaki amip çifti tarafından oluşturulan yeni diployit çekirdek ile onların çekirdeklerinin kaynaşıp kaynaşmadığı bilinmemektedir; fakat oluşan dev hücre belirgin olarak gittikçe büyür. Daha sonra mayozla haployit duruma geçilir ve devamlı replikasyon ve bölünme ile spor dolu makrositler ortaya çıkar. Koşullar elverişli olmaya başlayınca, kist, çimlenme diye nitelendirilebilen olayda sporlarını ortama salar.

Hücreli cıvık küf mantarları laboratuvarda çok kolay üretilebilmektedir. Bu organizmalar, gelişmeyi etkileyen faktörlerle ilgili çalışmalarda yaygın olarak kullanılmaktadır. Örneğin, amoeboyit evre süresince, her bir amip belirgin bir kutuplaşma göstermeyen ön ve arka ucu belirgin olmayan düzensiz bir biçime sahiptir. Bununla birlikte, besin stokları azalmaya başlayınca kutuplaşırlar ve bazıları ortama siklik AMP salgılamaya başlar. Ön uçlarıyla cAMP'yi algılayan diğer kutuplaşmış amipler uyarıya doğru dönerler ve aynı zamanda cAMP salgılarlar. Böylece uyarılan diğer sakin amipler de aynı yöne doğru yönelirler. Amipler genellikle cAMP'yi sürekli bir akıntı şeklinden ziyade dalga dalga (kesik kesik) salgılarlar ve yönelmiş bir amip, yaklaşık 100 saniye kadar ileriye doğru hareket eden bir dalgayı her defasında algılar. Bu şekilde, sayıları gittikçe artan amipler toplanma merkezine doğru hareket ederek bir araya gelirler ve duruma göre ya pseudoplazmodyum ya da dev hücre şekillenir. Cıvık küf mantarı amiplerinin bir araya toplanması olayında görülen çok iyi davranış koordinasyonunun sağlanmasından sorumlu maddenin cAMP olması ve cAMP'nin hayvanlarda hücrelerarası birçok kontrol yolunda yer alması, biyologlar için özellikle ilgi odağı olmuştur. Diğer taraftan, cAMP birçok bakterinin atık ürünüdür ve bazı yuvarlak solucanlar tarafından, olası yemek için konak (ev) sinyali olarak kullanılır. Büyük bir olasılıkla aç amipler, olası besin kaynağı üzerine kendilerini basit bir şekilde ayarlıyorlar.



21.21 ***Euglena***
Üstte:Bu çizimde gösterilen yapıların ayrıntılı tanımı için metine bakınız. Altta:Bir grup *Euglena* fotoğrafı.

BİTKİ BENZERİ BİRHÜCRELİLER

Kural olarak birhücreli, çoğunlukla kamçılı organizmaların oluşturduğu birkaç grup, klorofil taşıdığından ve hücre duvarına sahip olduklarından botanikçiler tarafından genellikle bitkiler aleminin alg üyeleri kabul edilirler. Bununla birlikte sekans analizleri, burada Protista olarak sınıflandırılan fotosentetik organizmaların, gerçekte bitkilerle yakından ilişkili olmadığına işaret etmektedir. Hatta onların kloroplastları, iki yerine üç zara sahip olmaları nedeniyle tamamen farklıdır. Tipik olarak bitki özelliği gösteren diğer alg grupları, Bölüm 22'de tartışılacaktır.

EUGLENOİDEA (ÖGLENALAR)

Euglenoidea üyeleri, bitki ve hayvan özelliklerini birarada gösteren birhücreli organizmalardır. Bir çok türü klorofil taşıma ve fotosentetik olmalarıyla bitki benzeri özellikler gösterirken bazı türler hayvan

benzeri olup hücre duvarından yoksun ve oldukça hareketlidir; klorofil taşımayan bu türler hayvanlar gibi heterotroftur. Onların pigmentleri, (klorofil *a* ve *b* ve karotenler) yeşil alglerin ve karasal bitkilerinki gibi olmasına karşın, algler arasında yakın akrabaya sahip olmadıkları görülmektedir. Gerçektende onların karbohidrat depolama molekülü olan ve paramilum olarak adlandırılan glukoz polimeri sadece kendilerine özgüdür. Euglenoida'nın yaklaşık 450 tür içeren 25 dolayında cinsi vardır. Çoğunluğu tatlısularda yaşar; fakat bazıları toprak içerisinde, nemli yüzeyler üzerinde ve hatta bazı hayvanların sindirim kanalı içerisinde bile bulunurlar.

Temsil edici cinsi *Euglena*'dır. Tipik bir *Euglena* hücresi, uzun ve oval şekilli olup vücudun ön ucundaki çöküntüden çıkan uzun bir kamçıya sahiptir (Şekil 21.21).[5] Hücre duvarı olmadığından, hücre oldukça esnektir ve şekli, yüzerken bir miktar değişebilir; bununla birlikte pellikülü, aşırı şekil değişikliğini önler. İri bir çekirdek, mitoz süresince kaybolmayan oldukça belirgin bir çekirdekcik içerir. Çekirdek zarı da mitoz süresince, diğer birçok organizmada ortadan kalktığı halde, bozulmadan kalır. ***Stigma*** (ya da gözlekesi) adı verilen turuncu renkli bir tanecik, hücrenin ön ucunun yakınına yerleşmiştir. Stigma, ışığın algılanmasını ve fototaksi hareketlerinde (yani, organizmanın ışığa yönelme ya da ışıktan uzaklaşma hareketleri; fotosentez yapmayan öglena türlerinde stigma yoktur) işlev görür. Yeşil renkli çoğu Euglenoidea türleri, ***Pyrenoid*** adı verilen ve paramilum üretiminde işlev gören bir özel organele sahiptir. Aynı zamanda büyük bir vurgan koful hücrenin ön ucunun yakınında yer alır.

Klorofil taşımayan Euglenoidea türleri zorunlu heterotrofturlar. Yani, kendi besinlerini üretemezler. Klorofil taşıyan türler ise fakültatif (isteğe bağlı) heterotroftur; ototrof olmalarına karşın, karanlık ortamda eğer organik madde kaynağı varsa yaşamlarını sürdürebilirler. Aslında, ışıkta bile tamamen ototrof değildirler; çünkü diyetlerinde bir ya da birkaç vitaminin bulunmasını isterler. Euglenoidea türlerinde çoğalma, hücrenin mitotik olarak uzunlamasına bölünmesiyle sağlanır. Eşeyli çoğalma, hiçbir zaman kanıtlanmamıştır.



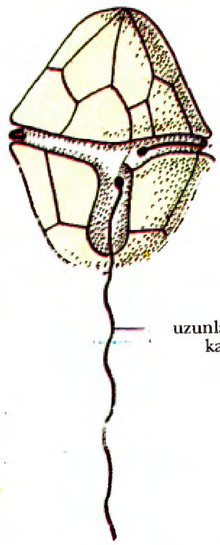
21.22 Bir Dinoflagellata üyesi olan *Ceratium*'un fotoğrafı

DİNOFLAGELLATA

Dinoflagellata türleri, küçük, genellikle birhücreli organizmalardır (Şekil 21.22). Hücreduvarı bulunur ya da bulunmayabilir; eğer varsa büyük ölçüde selülozdan meydana gelmiştir. Fotosentez yapan türler, klorofil *a* ve *c* taşır. Karotenlerin ve birçoğu bu organizmalara özgü olan ksantofil adı verilen diğer yardımcı fotosentetik pigmentlerin bol miktarda bulunmalarının sonucu olarak, bu organizmalar genellikle sarı-yeşilden kahverengiye kadar değişen renklere sahiptirler. Çok sayıda renksiz Dinoflagellata türü de vardır; bazıları belirli organik maddeler üzerinde beslenir, diğerleri çeşitli denizel omurgasızların içinde parazitik olarak yaşar. Enerji depolama maddeleri ya nişasta ya da yağdır.

Dinoflagellata türlerinin çekirdekleri, diğer organizmalarınkine benzemez. Kromozomlar, interfaz süresinde bile, yoğunlaşmış olarak sürekli varlığını sürdürür. Çekirdekçik ve çekirdek zarı hücre bölün-

[5] *Euglena*, ön uçtaki çöküntüden dışarıya doğru uzanmayan ikinci kısa bir kamçıya sahiptir. Diğer bazı öglena türlerinde ise heriki kamçıda dışarıya doğru uzanır.



21.23 Tatlısularda yaşayan bir Dinoflagellata üyesinin (*Glenodinium cinctum*) çizim resmi
Hücrenin yüzeyinde yer alan iki ayrı oluk içerisinde iki kamçı uzanır.

mesi süresince bozunmayarak varlığını sürdürür ve iğ iplikleri oluşmaz. Büyük bir olasılıkla mikrotübülleri içeren uzun sitoplazmik kanallar; hücre bölünmesi sırasında çekirdeğin içerisine girerek kromozomların hareketlerinde iğ ipliklerinin yerini alır.

Çoğu tür, uzunlukları birbirinden oldukça farklı, vücuda yanlardan bağlanan iki kamçı taşır. Bu kamçılardan birisi, hücrenin arka ucuna doğru uzanan bir oluk içerisinde bir kuyruk gibi dışarıya doğru uzanır; diğer kamçı ise, hücrenin orta kısmını bir kuşak gibi çeviren oluk içerisinde uzanır (Şekil 21.23). Birçok Dinoflagellata türü, *Paramecium* gibi silli birhücrelilerinkine benzeyen trikosistler meydana getirir. Hatta bazı türler, sölenterlerinkine çok fazla benzeyen nematositler bile meydana getirir. Bazı araştırıcılar, Dinoflagellata türlerinin bu özelliğinin sölenterlerden kazanıldığına inanmaktadır. Dinoflagellata'nın bazı türleri ışık meydana getirebilir ve geceleyin okyanuslarda sıklıkla görülen lüminisens olayından sorumludurlar.

Dinoflagellata türleri, denizel ortamda organik maddenin primer üreticisi olarak Cyanobacteria ve diyatomelerin (bkz. Bölüm 22) ardından ikinci sırada yer alır; tatlısularda daha az role sahiptirler. Sadece besin olarak önemli değildirler ayın zamanda çok fazla sayıda denizel omurgasız hayvanda, endosimbiyont olarak işlev görürler. Bazı durumlarda, onlar olmaksızın yaşam sürdürmek olası görülmemektedir. Mercanların bazı türleri, karbonun %60'ını bünyesinde simbiyotik olarak yaşayan Dinoflagellata türlerinin (zooxanthellae) fotosentez yoluyla tesbit ettikleri karbondan alırlar. Böyle bir mercanın, eğer endosimbiyonu olmasaydı, aynı süre içerisinde iskeletinde depolayacağı kalsiyumun ancak onda birini depolayacağı tahmin edilmektedir (bkz. Şekil 40.34, s.1180).

Dinoflagellata'nın bazı türleri zehirlidir. Bunların bazıları kırmızı pigment içerir. Su sıcaklığı arttığında ve yükselen dalgalarla zeminden ilave nütrientlerin suya karışarak yukarılara doğru çıkması ya da yoğun yağmurlar sayesinde fosfatların deniz suyuna taşınması sonucunda, bu türler hızla çoğalarak deniz suyunun rengini kırmızıya dönüştürür. Bu organizmalar -saxitomin- denen ve sodyum kanallarını bloke eden güçlü sinir toksini üretirler. Genellikle "red tide" olarak bilinen bu periyodik "bloom" (=patlarcasına artış=suçiçeklenmesi) süresince, ortama verilen toksin milyonlarca balığı öldürebilir. Red tide olayı, Mexico Körfezinde, Florida ve Kaliforniya kıyılarında oldukça yaygındır.

ÇALIŞMA SORULARI

1. Yaşamın evrimiyle ilgili öne sürülen bir senaryoda, organizmaların çekirdeği olan bir atadan köken aldığı varsayılmaktadır. Bu fikri destekleyen delillerden birisi, bazı bakteri ve organel genlerinin intron içermesidir. Eğer intronlar ortaksa, çekirdek zarı neden önemlidir?
2. Eğer intronlar kuralsa, bunun anlamı çekirdek zarının bakterilerden daha önce ortaya çıktığıdır. Bu nedenle, bakterilere giden hatta hem intronları hem de çekirdek zarını ortadan kaldıran seçilim baskısı olmalıdır. Bunların neler olabileceğini düşünebiliyormusunuz? Günümüzdeki organizmalarda hangi ipuçlarını araştırmalıyız? Üreme hızı nasıldı?
3. Eğer ileri sürdüğünüz intron/zar modeli doğruysa, Archaezoa

hakkındaki düşünceniz için ne ifade eder? Archaezoa şubelerinden birisi mitokondrisini kaybetmişse bir ayrıcalık ortaya çıkarır mı?

4. Bakteri niş ve yaşam tarzlarıyla Protista üyelerininkini hangi kapsamda karşılaştırabilirsiniz?
5. Bakterilere benzer şekilde bazı birhücreliler yaşamları boyunca haployit, bazıları kısa süren bir evrede diployittir; bazı türlerde de diployit evre başattır. Haployit, diployit ve her ikisinin birlikte görüldüğü evrelerin canlıya sağladığı yararları ve maliyetini liste halinde açıklayınız. Birhücrelilerin çeşitli türlerinin yaşam döngüleriyle, belirgin herhangi bir korelasyon var mıdır?

BÖLÜM İLE İLGİLİ KAVRAMLAR

- Yüksek ve aşağı organizmaların karışlaştırılması
- Archaezoa'nın özelliklerini tanımlama
- Birhücrelilerin durumu
  - Bağımsız evrimsel hat
  - Çok sayıda aleme olası bölünmeler
- Kinetoplastida'nın fizyolojisi ve çoğalmaları
- Sillilerin fizyolojisi ve çoğalmaları
- Mantar benzeri birhücrelilerin fizyolojisi ve çoğalmaları
- Cıvık küf mantarlarının fizyolojisi ve çoğalmaları
- Euglenoidea üyelerinin fizyolojisi ve çoğalmaları
- Dinoflagellata üyelerinin fizyolojisi ve çoğalmaları

ÖNERİLEN KAYNAKLAR

Bold, H. C., and M. J. Wynne, 1985. *Introduction to the Algae*, 2nd ed. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, N.J. *Comprehensive, rather technical text that includes the protistan algae.*

Bonner, J. T., 1969. Hormones in social amoebae and mammals, *Scientific American* 220 (6). (Offprint 1145) *The role of cyclic AMP in the communication system of the cellular slime molds.*

Bonner, J. T., 1983. Chemical signals of social amoebae, *Scientific American* 248 (4). (Offprint 1537)

Grell, K. G., 1973. *Protozoology*. Springer, Heidelberg. *Excellent comprehensive treatment of the Protozoa.*

Bölüm 22

CHROMİSTA'LAR ve BİTKİLER

Bitkiler, genel olarak, algler ve karasal bitkileri olarak ikiye ayrılırlar. Algler sucul organizmalar olup, su, oksijen, besin ve hatta mekanik desteği doğrudan ortamdan alırlar. Bu nedenle, alglerin, yapraklarında, substrata tutunmaya yarayan yapılarında ve basit üreme organlarında anatomik farklılıklar pek fazla değildir. Temel yapı, tüm bitkinin tek bir dokudan oluştuğunu düşündürecek kadar tek düzedir. Bu yapı ***tallus*** olarak bilinir. Bunun aksine, karasal bitkiler bir çok zorlukla yüzyüzedirler. Kendi ağırlıklarının taşınması, vücut dokularının ve üreme organlarının kurumaya karşı korunması, topraktan su ve minerallerin alınması, bunların yapraklara taşınması ve diğerleri, bunlardan bazılarıdır. Sudan karaya çıkışın sonucunda ortaya çıkan mücadelenin, hem bitki, hem de hayvanların yapıları ve fizyolojilerinde çok büyük etkisi olmuştur. Bunlar 5. bölümün ana konusunu oluşturacaktır. Bu bölümde, ortaya çıkış sıralarına göre öncelikle alg grupları incelenecektir (Şekil 22.1). Daha sonra, kara yaşamına uyumların nasıl geliştiğini görecek ve günümüzdeki kara bitkilerini inceleyeceğiz. En uygun olanı, kendilerine özgü bir alem oluşturan esmer algler ve onlara akraba divizyolarla başlamaktır.



22.1 Bitkilerin olası soyağacı
Esmer algler, krizofitler ve kriptomanatlar (burada gösterilmeyen, Labyrintholoea ve Oomycota gibi fotosentez yapmayan diğer iki grubun yanısıra), Chromista alemini oluştururlar. Diğer algler, bitkiler alemine dahildirler. Charophytalar olarak bilinen ilkel bir alg grubunun evrimsel konumu bilinmemektedir. Kırmızı alglerin dallanma noktası tahmini olarak belirtilmiştir.

CHROMİSTA (KLOROFİL c İÇEREN ALGLER)

Gen dizisi analizleri, dinoflagellatlar hariç, klorofil c içeren (klorofil a'ya ek olarak) bazı alg tiplerinin ortak bir atayı paylaştıklarını göstermiştir.

Bu grupların evrimsel akrabalıkları, aynı zamanda gruba özgü yardımcı pigment, yani fukoksantinin varlığı, kloroplastların granül-

lü endoplazmik retikulumun iç kısmında ilginç konumu ve sil ile kamçıların tümünden ya da bir kısmından mastingonem isimli tuhaf yapıların çıkıyor olmasıyla da (Şek 22.2) gösterilmektedir. Bu son özellik, fotosentez yapmayan bazı küçük grupların da geçici olarak Chromista olarak bilinen bu aleme dahil edilmeleri için temel oluşturmaktadır. Chromista'nın bitkilerin ya da protistaların bir grubu olarak kabul edilip edilmeyecekleri ya da ayrı bir alem olmayı hak edip etmedikleri konusu hâlen tartışmalıdır. Gen dizisi analizleri, bunların, protistlerin siliyat/dinoflagellat ve bitkilerin kırmızı alg hatları arasında bir yerde bulunduklarını göstermektedir. Çok hücreli olmaları ve uzunluğuna düzinelerce metre büyümeleri nedeniyle, kahverengi esmer algler protista denilmesi pek uygun görülmemektedir. Onlara özgü, eşsiz, bir çok biyokimyasal ve ince yapı özelliklerinin bulunması, ayrı bir alem olarak düşünülmelerini kuvvetle desteklemektedir; bizim bakış açımız da böyle olacaktır. (Cryptomonadların, Chromista içine geçici olarak yerleştirildikleri düşünülmektedir; bu küçük gruptaki türlerin kloroplastlarını diğer bir ökaryotu, olasılıkla da bir kırmızı algi kuşatarak elde ettiklerini gösteren kanıtlar mevcuttur).



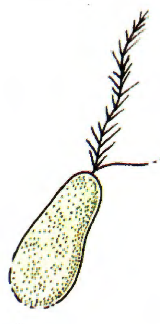
22.2 Bir *Chromista* kamçısı üzerinde mastigonemler
Bu ilginç yapılar, kamçıların oluşturduğu itmeyi tersine çevirmede iş görürler, bunun sonucunda, mastigoneme sahip kamçılar hücreyi çekerlerken, çıplak kamçılar hücreyi iterler. Dantelli oval yapılar, hücreden ayrılmış olan silisyum pullarıdır.

CHRYSOPHYTA (SARIMSI-YEŞİL ALTIN RENKLİ ALGLER, KAHVERENGİ ALGLER VE DİYATOMLAR)

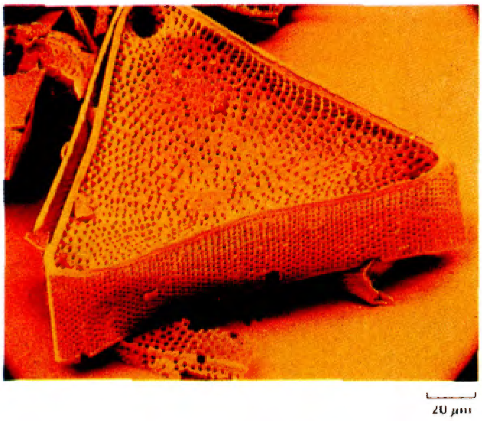
Bir çok alg divizyosunun isimlerinden de anlaşılacağı gibi, alglere ait ilk sınıflandırmalar hücrelerin içerdikleri pigment çeşitlerine bağlı olan renge dayandırılmıştır. Şans eseri; diğer önemli özellikler üzerinde yapılan daha sonraki çalışmalar –özellikle kamçı yapısının ayrıntıları, üretilen, enerji biriktiren maddelerin tipi ve hücre çeperinin kimyası–alglerin, pigment tipi gibi özellikleri genellikle paylaştıklarını ve daha önce renge göre yapılan sınıflandırmanın hâlâ geçerli olduğunu göstermiştir. Bu nedenle, tümü Chrysophyta (Yunancada, *Chrys*, sarı, *phyton* ise bitki anlamındadır) divizyosuna yerleştirilmiş olan altı alg sınıfındaki türlerin çoğu, kısmen karotenoyitlerin baskınlığı nedeniyle sarı ya da kahverengi tondadırlar; ayrıca klorofil içermiyen bu türler klorofil *a* ve *c*'ye sahip olmaları ve depo maddesi olarak nişasta yerine krizolaminarin adı verilen bir polisakkaridi kullanmaları nedeniyle de birbirlerine benzerler. Birçok türde çeperlerin yapısına bol miktarda silisyum ya da kalsiyum katılır. Genellikle, uzunlukları eşit olmayan ve ön tarafa bağlı iki kamçı bulunur. (Şekil 22.3); fakat bazı türlerde kamçı bulunmaz; bazıları bir, diğerleri ise uzunlukları yaklaşık eşit olan iki kamçıya sahiptir.

Çok azının küçük ve basit çok hücreli yapılara sahip olmalarına karşın, Chrysophyta üyelerinin çoğu, birhücreli ya da koloni halindedirler. Üreme genellikle eşeysiz, bazen eşeylidir. Sarı-yeşil, altın renkli algler ve kahverengi alglerin büyük bölümü tatlısularda, çok azı ise denizlerde yaşar. Diatomlar, hem tatlısularda hem de tuzlu su habitatlarında bol olarak bulunurlar.

Bazı bilim adamları tarafından diğer Chrysophyta üyelerinden ayrı olarak kendilerine ait bir divizyoya sokulan diyatomeler, bazı nedenlerden ötürü özellikle önemlidirler. Bunların vejetatif hücrelerinin (üreme için özelleşmemiş hücreler), diployit olmaları nedeniyle alışılagelmişin dışındadırlar. Halbuki, böylesi basit ve görünümü ilkel olan bitki benzeri organizmalarda hücrelerin haployit olmaları



22.3 Karekteristik olarak kamçıları eşit uzunlukta olmayan bir hücreli Chrysophyta



22.4 Bir diyatomonin (*Trinacria regina*) taramalı elektron mikroskobunda görünüşü.
Canlı belirgin bir kutu benzeri yapıya sahiptir.

beklenirdi. Diğer Chrysophyta üyelerinin çoğunun aksine, diatomlerin kamçıları yoktur; bununla birlikte, bazı türler kamçılı sperm hücreleri üretirler.

Kapaklı bir kutu gibi birbirine uyan iki parçadan oluşan içi silisyum dolu cam benzeri çeperler (Şek-22.4), genellikle hücrelere bir mücevher görünümü verirler; değişik türlerde kabuk şekilleri ve süsler çok farklılık gösterir (Şekil 22.5). Diyatomeler büyük ölçüde hücre çeperlerinin ya da kabuklarının özelliklerine göre sınıflandırılır.

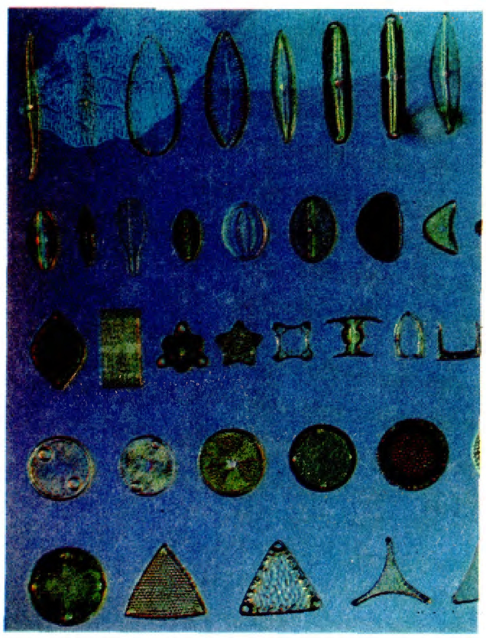
Diyatomeler ölünce kabukları suyun tabanına çöker. Bu çökeltiler çoğalarak diyatome toprağını oluştururlar. Bu toprak, deterjanlar, cilalar, boya temizleyicileri, yağların renk ve koku gidericileri ve gübreler dahil, ticari bir çok maddede katkı olarak kullanılır. Ayrıca, diyatome toprağı, süzücü bir ajan olarak (örneğin, yüzme havuzu filtrelerinde), izolasyonda ve ses kesici ürünlerin bir bileşeni olarak kullanılmaktadır.

Diyatomeler, hem tatlısu, hem de deniz ortamındaki sucul besin zincirlerinde[1] çok büyük bir rol oynarlar. Bunlar, deniz planktonlarının en bol bulunan ikinci elemanlarıdır (mavi-yeşil alglerden sonra); beş litre deniz suyunda bir ila iki milyon diyatome bulunması doğaldır. ***Plankton,*** yüzeyin yakınında yüzen ya da sürüklenen canlı organizmalardan oluşur. Planktonik organizmalar, genel olarak iki gruba ayrılırlar –fitoplankton (bitkisel plankton) ve zooplankton (hayvansal plankton). Fitoplanktonik organizmalar, deniz kommunitelerinde temel fotosentetik üreticileri oluştururlar.

PHAEOPHYTA (ESMER ALGLER- KAHVERENGİ ALGLER)

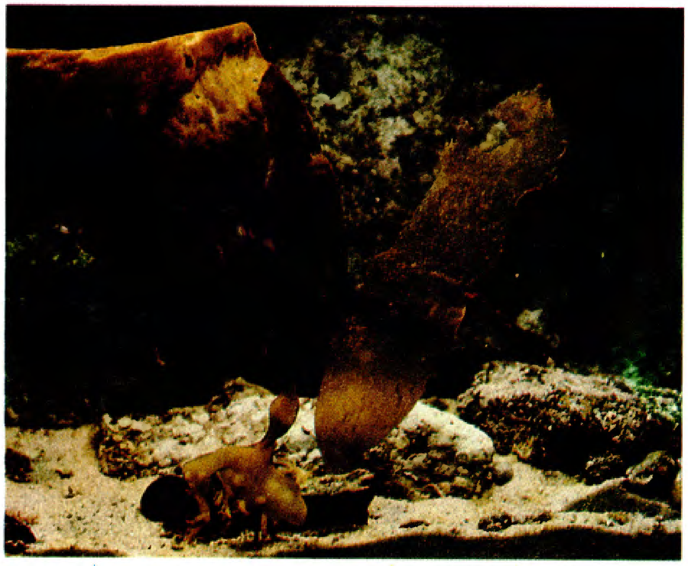
Esas itibariyle, denizel olan esmer algler, tatlısularda nadir olarak bulunurlar. Deniz yosunları olarak adlandırılan birçok bitki bu divizyonun üyesidir. Bunlar, okyanusların serin kesimlerindeki kayalık kıyılarda çok yaygındırlar. Bu alanlardaki litoral ve alt litoral zonlarda, genellikle ***tutunucu organları*** ile tabana bağlanarak yaşarlar (Şekil 22.b). New England kıyılarındaki gel-git etkisi altındaki alçak kayalıklarda da bolca görülebilirler (Şekil 22.7). Birkaç türü de daha ılık denizlerde yaşar. Bunların bir kısmı, substrattan ayrıldıklarında da yaşayıp büyüyebildiklerinden, diğer esmer alglerin çoğundan ayrılırlar; örneğin, *Sargassum*'un bazı türleri, Batı Hint Adaları ile Kuzey Afrika arasında okyanusta altı buçuk milyon kilometre karelik bir alan kaplayan Sargasso Denizi'nin yüzeyinin büyük bir bölümünü örten yoğun, yüzücü yığınlar oluşturur.

Esmer alg türlerinin tümü çok hücreli, çoğu ise makroskobiktir. Bazıları 45 m. ya da daha fazla büyüyebilirler. Bu alglerin vücutları (thallus) ipliksi olabileceği gibi, daha geniş ve karmaşık, 3 boyutlu da (Şekil 22.8) olabilir. Hücrelerin her biri, selüloz ve alginik asit olarak isimlendirilen yapışkan bir karbonhidratın oluşturduğu bir hücre çeperine sahiptir. Hücreler, genellikle büyük bir koful bir ya da bir kaç adet plastit ve bazen de bir pirenoyit içerirler. (21 bölümde gördüğümüz gibi, pirenoyit, depo maddelerinin üretiminden sorumlu bir plastittir; esmer alglerde depo maddesi, laminaran adı verilen bir po-



22.5 Bazı diyatom örnekleri

[1] 40. Bölümde görüleceği gibi, bir besin ağı, hangi organizmanın hangi organizmayı tükettiğine bağlı olan bir enerji transferi zinciridir.



22.6 Bir esmer alg, *Saccorhiza polyschides*
Kahverengi pigmentler, bu su yosununda da bulunan yeşil klorofil pigmentini örterler. Genişlemiş yaprak benzeri aya bitkinin içinde büyüdüğü su tarafından desteklenir; küçük gelgitlerde açıkta kaldıklarında aya substrat üzerinde yayılır. Bu algi substrata bağlayan tutunma aygıtına dikkat ediniz.



22.7 Gelgite maruz kalmış kayalar üzerinde yetişen kahverengi algler (çoğunlukla *Fucus*)

lisakkarittir). Gelişmiş çoğu kara bitkisindeki hücrelerin aksine, kahverengi algler genellikle hücrelerinde sentriyol taşırlar.

Fotosentez yapan tüm bitkiler gibi, esmer algler de klorofil *a*'ya sahiptirler. Bununla birlikte, bazı yeşil alglerde ve kara bitkilerinde bulunan klorofil *b* yerine, klorofil *c* taşırlar. Ayrıca bol olarak bulunan ve **fukoksantin** adı verilen bir ksantofil karotenoyiti, bu bitkilere tipik esmer renklerini verir.

Eşeysiz üreme, çoğunlukla yeni bir bitki oluşturabilen hareketli ve eşeysiz, kamçılı ***zoosporlar***la olur. Eşeyli üreme, genellikle ***gametangiyum*** adı verilen çok hücreli özelleşmiş organlarda gerçekleşir. ***İzogamik*** ("eş gamet") türlerde tüm gametler birbirine benzer. ***Heterogamik*** olanlarda ise gametler iki çeşittir. En sık rastlanan heterogami tipi olan ***oogami***de ise, yumurtalar büyük ve hareketsiz, erkek gametler ise küçük ve hareketlidir. Erkek gamet, sperm, ki bu hayvanlar ve esmer algler dahil diğer belirli bazı organizmalar için tipiktir, ya da polen olabilir; kendi çekirdeğini yumurtaya taşıyan uzun bir polen tübünü uzattığı düşünülürse, bir polen danesi de hareketlidir. Oogamik türlerde, spermi oluşturan gametangiyuma ***anteridiyum***, yumurtaları oluşturana ise ***oogoniyum*** denir.

Kahverengi alglerin çoğunun yaşam döngüsünde ***döl almaşı*** stratejileri görülür. Bu stratejiyi değerlendirmek için daha önce tanımladığımız diğerlerine tekrar bir göz atalım. En basit yaşam döngüsü, bakterilerde ve bir çok protistada görülür; eşeysiz klonlar oluşturma. Canlı büyür ve daha sonra mitoz ve ortadan ikiye bölünme ile çoğalır. (Şekil 22.9A). Kromozom sayısında bir değişiklik olmaz; haployitler haployit, diployitler diployit kalır. *Paramecium* gibi canlılar, iki modelli bir üreme sistemine sahiptirler. Eşeyli üreme için hem ma-



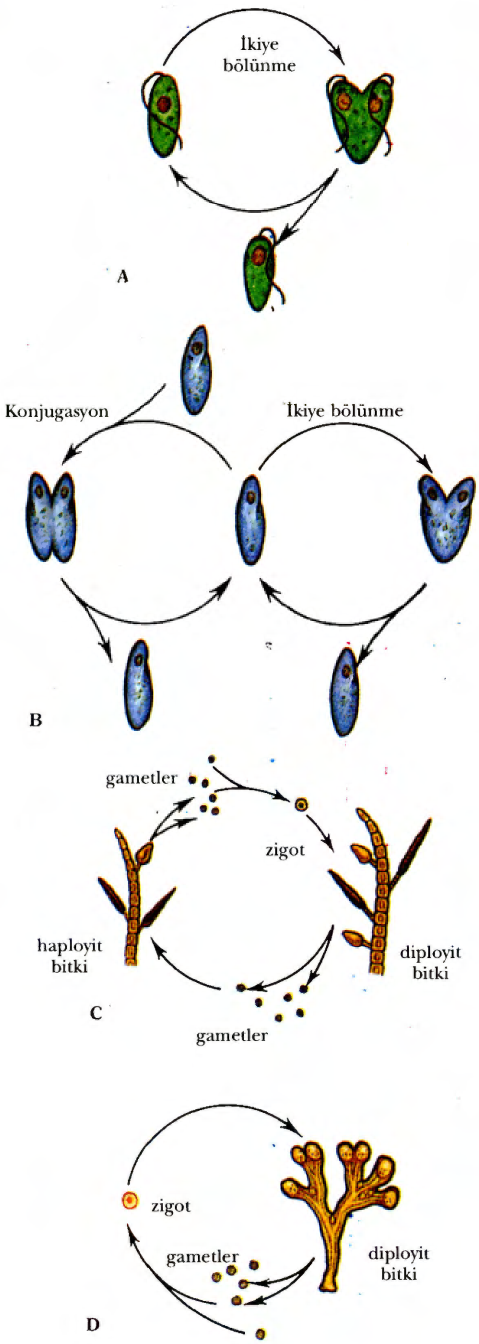
22.8 Dev bir alg, *Macrocystis pyrifera*
Genişlemiş yaprakların herbirinin kaidesinde yüzmeye yarayan içi gaz dolu bir kese.

yoz geçirirler hem de konjugasyon yaparlar (Şekil 22.9B). Bir cıvık mantar türü ise, 3 modelli bir yaşam döngüsüne sahiptir: bunlar mitozla enine bölünerek ya da mitozla spor oluşturarak üreyebilirler ya da mayoz ve konjugasyon yapabilirler (bak Şekil 21.18, sayfa 596). Çoğalmayı basitleştirmek için getirilen bu çeşitli üreme seçenekleri, organizmaların olumsuz koşullarda yaşamlarını sürdürebilmelerini, yavrularının yayılmasını ve ara sıra ortaya çıkan genetik rekombinasyonlardan yararlanmalarını sağlar.

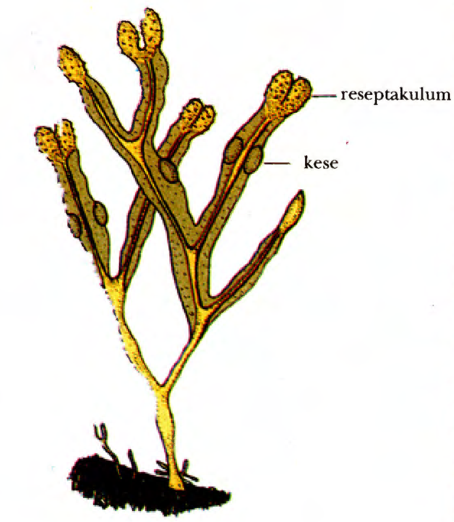
Oganizmalar irileştikçe, üreme stratejisi, içinde haployit ve diployit evrelerin birbirlerini izlediği, giderek tek bir evreye doğru indirgenme eğilimi gösterir. *Ectocarpus* gibi kahverengi alglerde her iki evre eşit baskınlık gösterir (Şekil 22.9 C). Ayrıca bu algler ***izomorfiktir***ler: haployit organizma diployit formdan ayırt edilemez. (Kısaca göreceğimiz gibi, eğreltilerde haployit diployitten çok farklıdır). Vücut boyutları daha da arttıkça, bu zorunlu döl almaşından dolayı, baskın evrimsel eğilim haployit evrenin giderek küçülmesi ya da önemli ölçüde ortadan kalkması yönünde olmuştur (Şekil 22.9D). Seyrek olarak gametler, sonradan erişkin organizmaya dönüşecek olan bir zigot oluşturmak için, daha fazla büyümeksizin birleşirler. Üreme stratejisi, çoğu hayvanınkine benzeyen esmer alg ***Fucus***'ta durum böyledir (Şek, 22.10). Şimdi, bu eğilimi, haployitten ayrı olarak daha ayrıntılı tartışacağız.

Esmer algleri temsil eden bazı cinsleri daha yakından inceleyelim. *Ectocarpus,* dallanmış, ipliksi bir tallusa sahiptir. Diployit sporofit bitkiler (Şekil 22.12'de 5. evre), bazen, içinde mayoz bölünme ile haployit zoosporların (1. evre) üretildiği küçük, bir hücreli spor keseleri (sporangiyum) taşırlar. Zoosporlar bir süre yüzdükten sonra bir yere tutunarak haployit, çok hücreli gametofit bitkiyi oluştururlar. (2. evre). Bu bitkiler çok hücreli gametangiyumlar oluşturabilirler. Gametangiyumların içinde morfolojik olarak birbirine benzer izogametler üretilir (3. evre). İki gamet (farklı bitkilerden) bir zigot oluşturmak üzere birleşebilir (4. evre). Başlangıçta hareketli olan zigot, yeni, çok hücreli diployit sporofit bitkiyi oluşturmak üzere (5. evre) bir yere tutunur ve çimlenir. Böylece yaşam döngüsü tamamlanmış olur.

Diğer kahverengi alg cinsi olan *Laminaria*'da, sporofit tallus oldukça büyüktür (*Laminaria*'da 2 m. uzunluğunda, aynı grubun diğer cinslerinde ise bazen 45 m. ya da daha uzun olabilir). Bunlarda kök benzeri tutungaçlar ve gövde ile yaprak benzeri yapılar (bak Şekil 28.2 s. 795) bulunur. Tallofit bitkiler doku farklılaşması göstermemesine karşın, bazı kahverengi alglerin sapında bir dış doku (epi-

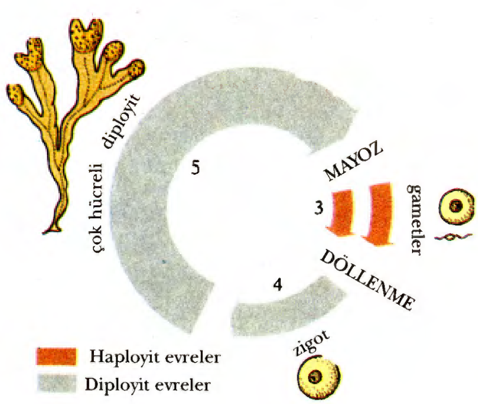


22.9 Yaygın yaşam döngülerinin karşılaştırılması
Bakteriler ve *Euglena* gibi bir çok protistalar sonsuz sayıda ikiye bölünme döngüsüyle ürerler (A). *Paramecium* gibi protistalar ise eşeysiz, olarak ikiye bölünme döngüsünü durdurarak, konjugasyonla üreme seçeneğine sahiptir (B). *Ectocarpus* gibi algler, eşeyli ve eşeysiz üreme almaçlarına gereksinim gösteren döngülere sahiptirler. Her iki evre sonucunda tam bir bitki oluşur (C). Yüksek bitkilerin çoğunda, haployit döl daha kısa sürer ve gelişen organizma, diployit evrede oluşan oganizmadan daha küçüktür. *Fucus* ise, hayvanlar gibi, hiçbir zaman haployit büyüme göstermez, diployit bitki, bir zigot oluşturmak için birleşen gametler üretir (D).

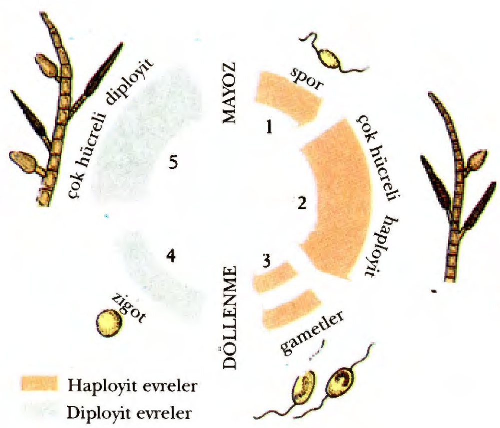




22.10 Kuzey kıyılarında yaygın bir kahverengi alg olan *Fucus* (çoğunlukla kayaotu olarak isimlendirilir)
Sol: Her bir tallus yassılaşmış olup tekrarlanan dikotom dallanma tipiktir. Her bir genç eksen, bir orta damar ve ince çift kanattan oluşmuştur. Bazı türlerde (burada gösterilen dahil), kanatlar boyunca aralıklarla keşeler (yüzen yapılar) vardır. Verimli tallusların uç kısımları reseptakulum denen şişkin üreme organlarına dönüşür. Bunların yüzeyi eşey organlarının yerleştiği yarıklara (konseptakulum) götüren çok st. sayıda küçük delikle kaplanmıştır. Bazı türlerde her birey, hem erkek, hem de dişi organlara sahiptir; diğerlerinde eşeyler ayrılmıştır. Sağ: burada özellikle reseptakulumlar çok iyi görülebilir.



22.11 *Fucus*'un yaşam döngüsü
Fucus ve bunların yakın akrabaları sıradışı bir yaşam döngüsüne sahiptirler. Bunlar, çok hücreli haployit evrenin (gametofit) hiç bulunmadığı ve gametlerin doğrudan mayozla üretilidiği çok hücreli bitkilerdir. (yani hem 1. evre, hem de 2. evre yoktur). Bu açıdan *Fucus*'un yaşam döngüsü hayvanlarınkine benzer.



22.12 *Ectocarpus*'un yaşam döngüsü
Gametofit (çok hücreli haployit) ve sporofit (çok hücreli diployit) evreler eşit baskınlık gösterir.



22.13 Kırmızı alglerden iki örnek
Sol: *Kallymenia reniformis*, yassılaşmış, ince tallusu olan bir tür. Sağ: Bir su yosunu, *Scinaia furcellata*

dermis), bir çok kloroplast içeren bir orta doku (korteks) ve bir merkezi öz (medulla) bulunur.

Ayrıca bu cins, yüksek bitkilerdeki kambiyuma benzer meristematik bir tabakaya ve bir kaç cinste de medullada bir iletim dokusuna sahip olabilir. Özetle, bu esmer algler, karasal bitkilerinkine benzeyen konverjentle gelişmiş bir çok dokuya sahip olan kompleks bitkilerdir. Bir sonraki bölümde tümüyle karasal olan bitkilerin dokuları ele alınacaktır; orada, üreme organlarının çevresinde koruyucu bir tabakanın bulunması (ceket hücreleri), oogoniyum içinde çok hücreli embriyoların gelişmesi (kuruma tehlikesinden korunmak için), yapraklardan ve gövdelerden su kaybını önleyici bir hücre tabakasının (kutikula) ve su taşınımı için özelleşmiş dokuların bulunması dahil, esmer alglerde bulunmayan ve kara yaşamı için geliştirilmiş bir çok özellikle karşılaşacağız.

İLKEL BİTKİLER

Bitkiler alemi, bizim bitki ve onların yanısıra yeşil algler ve kırmızı algler olarak kolayca tanımladığımız tür organizmaları içine alır. (Kırmızı alglerin, bitkiler aleminin diğer üyelerine çok uzak olduklarını gösteren kanıtlar vardır. Bu nedenle, ayrı birer alem olarak ele alınmaları gerekir). Bu bölümde, tamamen ya da kısmen sucul olan bitkileri inceleyeceğiz bunlar üreme için bile, sucul bir ortamdan tam bir bağımsızlıkla sonlanan bir evrimsel sıra oluşturan organizmalardır.

RHODOPHYTA (KIRMIZI ALGLER)

Kırmızı algler çoğunlukla deniz bitkileridir (Şekil 22.13). Ancak, bazıları tatlısularda ya da karada yaşarlar. Genellikle, kahverengi alglerden daha derinlerde yaşarlar. Çoğu çok hücreli olan ve bir yere tutunarak yaşayan bu alglerin çok az türü bir hücrelidir. Kahverengi alglerde sıklıkla görülen irilik, kırmızı alglerde pek yoktur.

Hücre çeperleri selülozun yanısıra bol miktarda müsilajımsı madde içerir. Depo maddesi nişasta olmayıp, kırmızı nişasta denen ve nişastaya benzeyen bir polisakkarittir. Kırmızı algler, ticari kolloyitlerin

önemli bir kaynağını oluştururlar. Örneğin, bakteri kültür ortamlarının en önemli maddesi olan agar, çikolatalı süt ve puddinglerin bazı katkı maddeleri, bazı salataların sosları, peynir ve dondurmaların içine konan stabilazör maddeler, şekerli krema ve lokum benzeri şekerlemeleri nemli tutmaya yarayan bazı maddeler, bu alglerden elde edilir.

Fotosentetik ökaryotların hepsinde bulunan klorofil *a*'ya ek olarak kırmızı alglerde çoğunlukla, diğer bitki gruplarında bulunmayan klorofil *d*'de bulunur. Kırmızı algler, fikosiyoninler, fikoeritrinler ve allofikosiyaninler (fiko Yunanca'da deniz yosunu anlamına gelen ***phykos***'tan gelir) dahil, onlara özgü yardımcı pigmentlere bağlanmış olarak klorofil kullanırlar. Bu alglerin bir çoğuna tipik kırmızımsı rengi fikosiyaninler ve allofikosiyaninler verir. Bununla birlikte, "kırmızı algler" her zaman kırmızı değildirler; pek çoğu siyah, menekşe, kahverengi, sarı ve hatta yeşil olabilmektedir.

Kahverengi alglerin yaşam döngüleri gibi, kırmızı alglerin yaşam döngüleri de genellikle döl almaşlarını kapsar. Hücreler hiçbir zaman kamçılı değildir; hatta sperm hücrelerinde bile kamçı bulunmaz; bu nedenle, yumurta hücrelerine su akıntılarıyla taşınmaları gerekir.

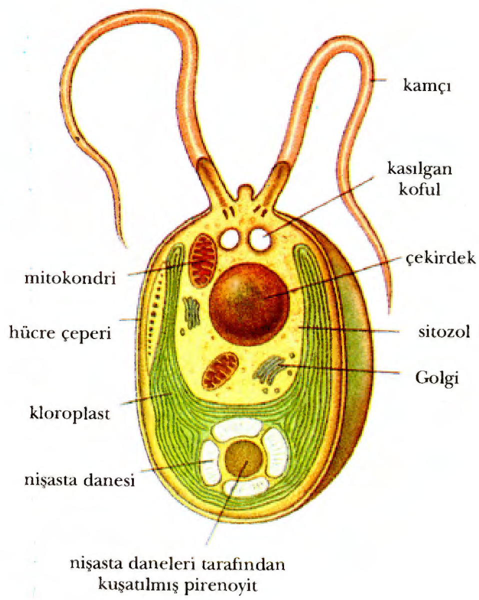
CHLOROPHYTA (YEŞİL ALGLER)

Genel olarak, yeşil algler, kara bitkilerinin ataları olarak kabul edildiğinden özel bir öneme sahiptirler. Kara bitkileri gibi, yeşil algler de, klorofil *a*, klorofil *b* ve karotenoyitlere içerirler. Yeşil alglerin çoğu tatlı sularda yaşamakla birlikte, az sayıda tür karalardaki nemli yerlerde ve denizlerde yaşamaktadır.

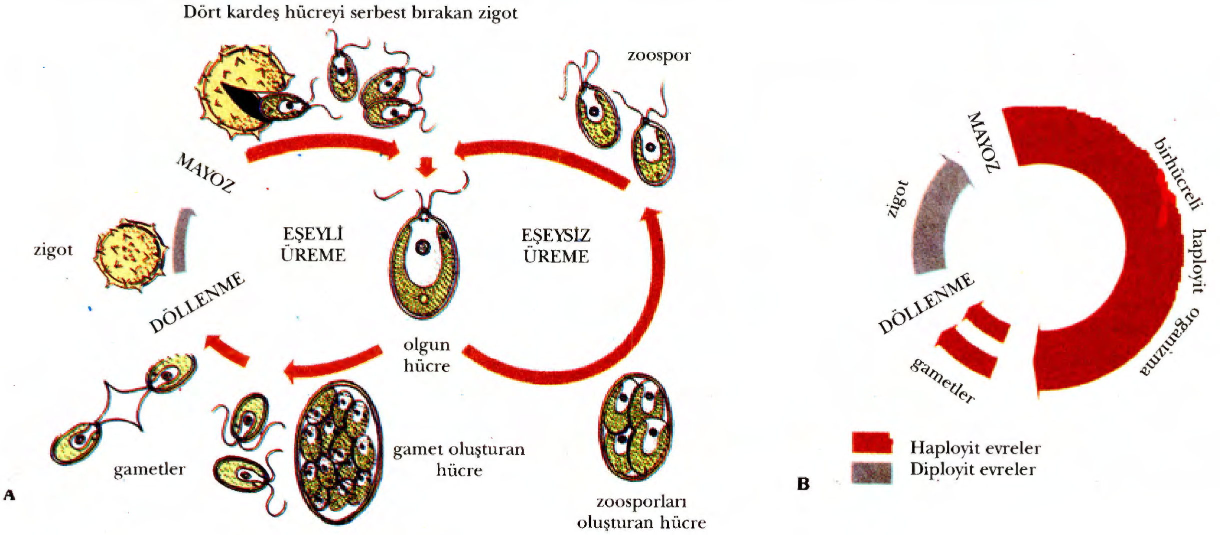
Büyük bir olasılıkla tümü çeperli ve kamçılı bir hücreli organizmalarla başlayan birçok diverjent evrimsel eğilim, yeşil alglerde gözlenebilir: (1) hareketli kolonilerin evrimi; (2) hareketsiz bir hücrelilere ve koloniler yönünde bir değişim; (3) çok çekirdekli; ancak hücresel bölmelenme göstermeyen, yaygın, tüpsü yapıların evrimi (mantarlar aleminde alışılageldik bir özellik olan koenositik organizasyon); (4) çok hücreli iplikçiklerin ve üç boyutlu yaprak benzeri talluslarm evrimi.

Bu evrimsel eğilimler, özellikle yeşil algler üzerinde iyi çalışılabilir. Çünkü günümüzde bu gruba ait çok sayıda bir hücreli üyenin yanısıra, hâlâ gelişmemiş çok hücreli üyeler mevcuttur. Ancak bir çok nedenden dolayı, yeşil algleri, protistayı bitkiler aleminden ayıran bir sınıflandırma sistemine koymak zordur. Yeşil alglerdeki bir hücrelileri ayrı bir alem, çok hücrelileri ise başka bir alem olarak düşünmek evrimsel açıdan anlamsızdır. Bu nedenle, biz, bu grubun tümünü gerçek bitkiler olarak inceleyeceğiz. Bu yaklaşım, gen dizisi analizleri ile de uygunluk göstermektedir.

Bir hücreli yeşil alglerin bir temsilcisi olarak *Chlamydomonas*, yeşil algler içinde en iyi incelenmiş cinstir. Bu cinse ait türlerin çoğu, içinde su bulunan hendeklerde, havuzlarda, diğer tatlısu ortamlarında ve toprakta yaygın olarak bulunur. Organizmaların her biri, büyük ölçüde glikoproteinden oluşmuş bir hücre çeperine sahip, oval bir haployit hücreden oluşur; çeperinde selüloz bulunmayan diğer bir çok yeşil algden farklılık gösterir. Hücrenin uç kısmında, eşit uzunlukta iki kamçı ve hücrenin yarısı ya da üçte ikisini kaplayan kadeh şeklinde büyük bir kloroplast bulunur (Şekil 22.14). Kloroplastın iç



22.14 Olgun *Chlamydomonas* hücresi



22.15 *Chlamydomonas*'ın yaşam döngüsü
(A) Hem eşeyli, hem de eşeysiz döngünün tüm evrelerini gösteren diyagram. (B) Diğer organizmalarınki ile karşılaştırma yapmak için yaşam döngüsünün şematik görünümü. Bu tip yaşam döngüsü, eşeyli olarak üreyen ilk birhücreli organizmaların özelliği olma olasılığını taşımaktadır. Bu nedenle, diğer tüm tipler bundan köken almış olabilir.

kısmında daha çok, yüksek bitkilerin granasındaki gibi yığınlar halinde düzenlenmiş çok sayıda klorofil taşıyan lamel bulunur.

Kloroplastın kaide kısmında bulunan büyük bir pirenoyit, nişasta sentezinde iş görür. Kloroplastın içinde, organizmanın ışığa yönelimin düzenleyen (ancak bu tip davranış için çok gerekli de değildir) bir stigma ya da göz beneği de bulunur. Hücre içinde, yüksek bitkilerin olgun hücrelerinde görülen, büyük bir merkezi koful bulunmaz. Kamçıların kaidesinin yakınındaki iki küçük kontraktil koful, ardışık ve ritmik olarak boşaltım yapar.

Chlamydomonas'ta eşeysiz üreme yaygındır (Şekil 22.15). Bir vejetatif hücre önce kamçısını içine çeker; daha sonra çekirdek mitoz geçirerek bölünür ve sitokinez gerçekleşir. Bu işlemin sonunda, her ikisi de ana hücrenin çeperi içinde uzanan iki kardeş hücre oluşur. Bu iki kardeş hücre, bazı türlerde çeperin süratle parçalanması sonucu serbest kalırken, diğer türlerde yavru hücreler ana hücrenin çeperi içindeyken bölünürler. Bunlar, bitkinin türüne ve çevre koşullarına bağlı olarak, 4 (şekildeki gibi), 8, 16 ya da daha fazla yavru hücre oluştururlar. Yavru hücrelerin her biri, serbest zoospor halinde ana hücreden ayrılmadan biraz önce kendi hücre çeperlerini ve kamçılarını oluştururlar. *Chlamydomonas*'ta zoosporlar yaşlı vejetatif hücrelerden daha küçük tür fakat bazı hallerde onlara aynı büyüklükde de olabilir; bununla birlikte bir çok alg türünde zoosporlar ile olgun hücreler arasında önemli morfolojik farklılıklar vardır. Serbest kalan zoosporlar, eşeysiz yaşam döngülerini tamamlayarak kısa sürede tam büyüklüğe erişirler.

Belirli koşullar altında, özellikle de ortamda azot konsantrasyonu düşük olduğunda *Chlamydomonas,* eşeyli olarak üreyebilir. Gelişmiş bir haployit vejetatif hücre, bir kaç gamet hücresi oluşturmak üzere mitoz geçirir. Çeper ve kamçı oluşturan gametler ana hücre tarafından serbest bırakılırlar. Gametler (genellikle iki farklı eşeyli) birbirlerini çekerek büyük kümeler oluştururlar. Sonuçta, küme oluşturmuş hücreler çiftler halinde birbirinden ayrılırlar. Bir çiftin üyeleri, temas halindeyken, kamçıları ile uç uca yerleşirler. Bu kamçıların uç kısımlarında türlere ve çiftleşme tipine özgü bağlanma yerleri bulunur. Daha sonra hücrelerin çeperleri erir ve sitoplazmaları yavaşca

temas halindeyken, kamçıları ile uç uca yerleşirler. Bu kamçıların uç kısımlarında türlere ve çiftleşme tipine özgü bağlanma yerleri bulunur. Daha sonra hücrelerin çeperleri erir ve sitoplazmaları yavaşca birleşir. Son olarak, bunların çekirdekleri döllenme sırasında birleşir. Döllenme sonucu diployit zigot oluşur. Zigotun kamçısı kaybolur, tabana çöker ve kalın bir koruyucu çeper oluşturur.

Zigot, havuzun kuruması ya da soğuk kış gibi uygunsuz ortam koşullarına karşı koyabilir. Koşullar yeniden iyileştiğinde, 4 (veya 8) yeni kamçılı haployit hücre oluşturmak için mayoz bölünme geçirerek çimlenir. Oluşan hücreler, suya bırakılırlar. Bu yeni hücrelerin kısa sürede olgunlaşmasıyla eşeyli üreme döngüsü tamamlanmış olur.

Chlamydomonas türlerinin çoğunda eşeyli üremenin düzeyi çok basit olduğundan, bize, eşeyliliğin oluşma şekli hakkında bir fikir verebilir. Bunlarda dişi ve erkek bireyler ayrılmamıştır. Ayrıca, gametler çiftleşme tipine özgü olan bağlanma bölgeleri çoğunlukla birbirlerinden farklı olsa da, çoğunlukla morfolojik olarak ayırt edilemezler. Gametler erkek gametler (sperm) ya da dişi gametler (yumurtalar) şeklinde birbirinden ayrılamazlar. Daha önce belirttiğimiz gibi, gametlerin birbirine benzediği böyle bir duruma izogami denir; izogami, bitkilerde olasılıkla ilkel (atasal) bir durumdur. *Chlamydomonas*'ın izogometleri vejetatif hücrelerden ayırdedilemez; bunlar basitçe, belirli koşullarda gametler gibi birleşme ve iş görme eğilimindeki olan küçük, vejetatif hücreler olarak kabul edilebilir[2]. Olasılıkla, bu da ilkel bir özelliktir; gametlerin morfolojik olarak birbirinden farklı hücreler halinde özelleşmeleri – yüksek bitki ve hayvanların çoğunda görülen bir özellik- kesinlikle sonradan ortaya çıkmış bir evrimsel gelişmedir.

Chlamydomonas'ın yaşam döngüsünde haployit evrenin baskın olduğuna dikkat ediniz; diployit olan tek evre, yalnızca zigottur. Haployit evrenin baskınlığı çok eski ilkel bitkinin özelliği olup bunun, açıkça, atasal bir özellik olduğu görülmektedir.

Volvoks serileri Yeşil alglerde izlenebilen evrimsel eğilimlerden birine örnek olarak volvosin ya da hareketli koloni adı verilen serileri inceleyelim. ***Volvox*** serisi, *Chlamydomonas*'ın bir hücreli durumdan, incelikle düzenlenmiş, koloni organizasyonuna göreceli bir gelişme gösteren bir dizi cinsten oluşur.

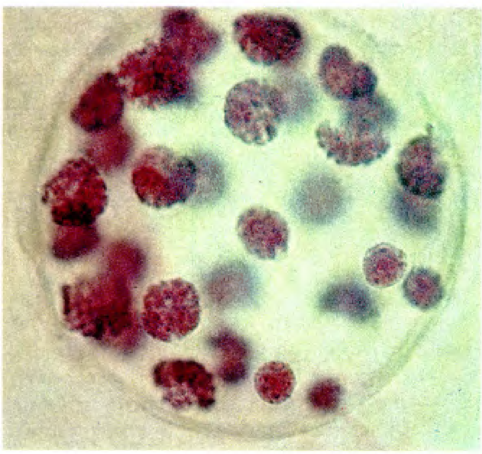
Gonium, en basit kolonileşme evresine bir örnek olarak alınabilir. *Gonium*'un her kolonisi (türlere bağlı olarak), herbiri morfolojik olarak *Chlamydomonas*'a benzeyen 4, 8, 16 ya da 32 hücreden oluşur. Musilajlı bir matrikse gömülmüş olan hücreler, yassı ya da hafifçe kıvrılmış bir tabakanın içinde sıralanmışlardır. Bazı türlerin hücreleri arasında narin sitoplazmik iplikler bulunur; bunlar koloninin hücreleri arasında doğrudan ilişki ve koordinasyon sağlarlar. Gerçekten, belli bir koordinasyonun varlığını, tüm hücrelerdeki kamçıların birlikte hareket ederek koloninin tek bir birim gibi yüzmesini sağlaması gösterir.

Gonium'da eşeysiz üreme sırasında bir koloni tüm hücreler eş zamanlı bölünürler. Ana kolonideki her bir hücre, kendi hücre çeperi içinde, ana kolonideki yavru hücrelerin sayısına ulaşıncaya kadar bölündüğünde çeper erir ve yavru hücreler serbest kalırlar. Bununla

[2] *Chlamydomonas*'ın birkaç türü heterogametik (gametlerin biri diğerinden daha büyük), birkaç türü de oogametiktir (gametlerden biri hareketsiz yumurta hücresidir).



22.16 Bir *Pandorina* kolonisi
Hücreler jelatinimsi bir matriks içinde gömülüdürler.



22.17 Bir *Pleodorina* kolonisi
Her bir hücre yığını, sitoplazma iplikçikleri ile birbirine bağlanır; bu bağlantılar olmaksızın koloni üreyemez.

birlikte, tek bir ana hücreden oluşan yavru hücreler, *Chlamydomonas*'taki birbirinden ayrı zoosporlar gibi kendi başlarına yüzemezler. Bunun yerine, birlikte, ortak bir matriks içinde kalarak olgun bir ***Gonium*** kolonisi oluştururlar. Böylece ana koloninin her hücresi yeni ve tam bir koloni oluşturur.

Gonium'un eşeyli üremesi *Chlamydomonas*'takine benzer. Serbest yüzen hücreler koloniden ayrılır ve zigot oluşturmak üzer çiftler halinde birleşen gametler olarak iş görür. Gametler izogamiktir. *Chlamydomonas*'ta olduğu gibi, yaşam döngüsündeki tek diployit evre zigottan ibarettir.

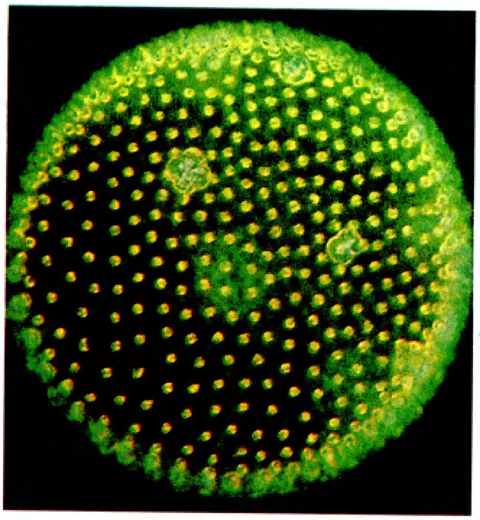
Pandorina, Gonium'a göre, daha karmaşık koloni oluşturan bir cinstir. Her bir koloni, ortası boş yuvarlak bir yapıdan oluşur. Bu yapı, dıştan tek tabaka halindeki 8, 16 ya da 32 hücre tarafından kuşatılır. Hücrelerin kamçıları yuvarlağın dış tarafına yönelmiştir (Şekil 22.16). *Gonium*'a göre, üç önemli avantajı dikkat çekicidir: (1) koloni bazı bölgesel farklılıklar gösterir; ön ve arka olmak üzere, iki farklı yarıya sahiptir (yüzme sırasında hem koloninin yöneliminden, hem de stigmanın arka kısımdakilere göre ön taraftaki hücrelerde daha büyük olmasından farkedilebilir). (2) Koloninin vejetatif hücreleri, koloniden ayrı yaşamayacak kadar birbirleriyle sıkı ilişki içindedirler. Eğer bu hücreler kopar ve bozulurlarsa koloni yaşamını sürdüremez. (3) Eşeyli üreme, iki çeşit gameti kapsadığından heterogamiktir. *Pandorina*'da erkek gametler dişi gametlerden daha küçüktür; fakat her iki gamette de kamçı bulunur ve bunlar serbest yüzerler. Gametler arasındaki tek morfolojik farklılığın birinin boyutlarındaki farklılıktan oluştuğu bu tip heterogamiye ***anizogami*** denir.

Eudorina, Pandorina'dan daha gelişmiş bir cinstir. Yuvarlak koloniler 16 ya da 32 hücreden oluşurlar. Koloninin ön ve arka kısımları arasındaki farklılıklar *Pandorina*'da olduğundan daha fazladır. Heterogami daha belirgindir. Büyük dişi gametler serbest bırakılmayarak koloninin matriksi içinde gömülü kalırlar. Orada, çok daha küçük, serbest yüzen erkek gametler tarafından döllenirler.

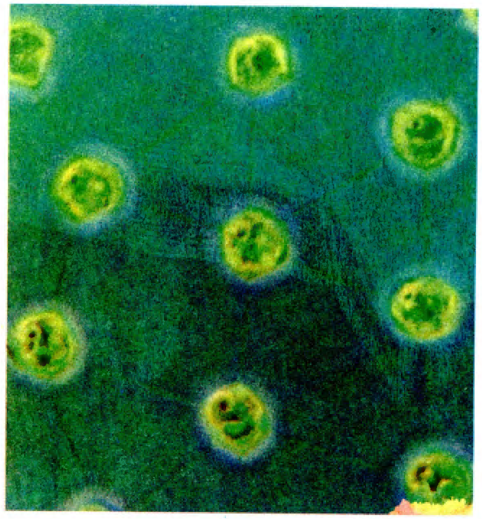
Yuvarlak kolonileri 32 ila 128 hücreden oluşan *Pleodorina* daha gelişmiş bir cinstir, (Şekil 22.17). Bu büyük kolonilerde önemli iş bölümü vardır. Hem eşeysiz, hem de eşeyli üremeye katılan arka taraftaki hücreler çok daha büyüktürler. Eşeyli üreme heterogamik olup, dişi gametler *Eudorina*'daki gibi ana koloninin içinde tutulur-, aslında bazı türlerde, büyük dişi gametler kamçılarını yitirerek gerçek hareketsiz yumurta hücrelerine dönüşürler. Daha önce de görmüş olduğumuz gibi, yalnızca erkek gametin hareketli, dişi gametin ise hareketsiz bir yumurta hücresinden oluştuğu bu gelişmiş heterogami tipine ***Oogami*** denir.

Burada incelenen evrimsel serilerinin en gelişmişi *Volvox* cinsinde görülür (Şekil 22.18). Bu cinsin yuvarlak kolonileri, yaklaşık 500-50.000 hücreden oluşan çok büyük kolonilerdir. Hücreler arası iletişim hücreler arasındaki ince sitoplazmik ipliklerle sağlanır (Şekil 22.19). Hücrelerin çoğu vejetatiftir. Koloninin arka yarısında bulunan az sayıdaki hücre (2 ile 50 arasında) diğerlerinden daha büyük olup, üreme için özelleşmiştir. Dişi üreme hücresi yeni yavru koloni oluşturabilir (Şekil 22.18 ve 22.20). Eşeyli üreme her zaman ogamiktir.

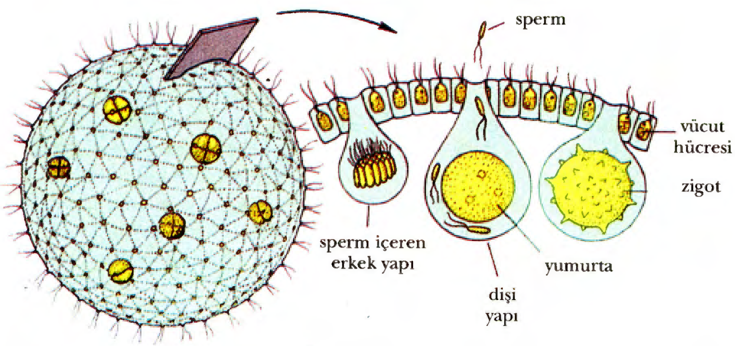
Bu serilerde ortaya çıkan evrimsel değişikliklerin ana hatları aşağıdaki gibi özetlenebilir: (1) birhücrelilikten koloni yaşamına doğru bir geçişlik ve kolonideki hücre sayısın da bir artış eğilimi; (2) hücreler arasındaki aktivitenin koordinasyonunda artış; (3) vejetatif



22.18 Bir *Volvox* kolonisi
Koloni, jelatinimsi maddede gömülü tek bir hücre sırasından oluşan bir küre halindedir. Yuvarlağın iç kısmı sulu bir musilaj ile doldurulmuştur. Bu kolonide bazı küçük yavru kolonilerin geliştiği görülebilir.



22.19 Sitoplazmik iplikçiklerle birbirine bağlanmış *Volvox* hücreleri

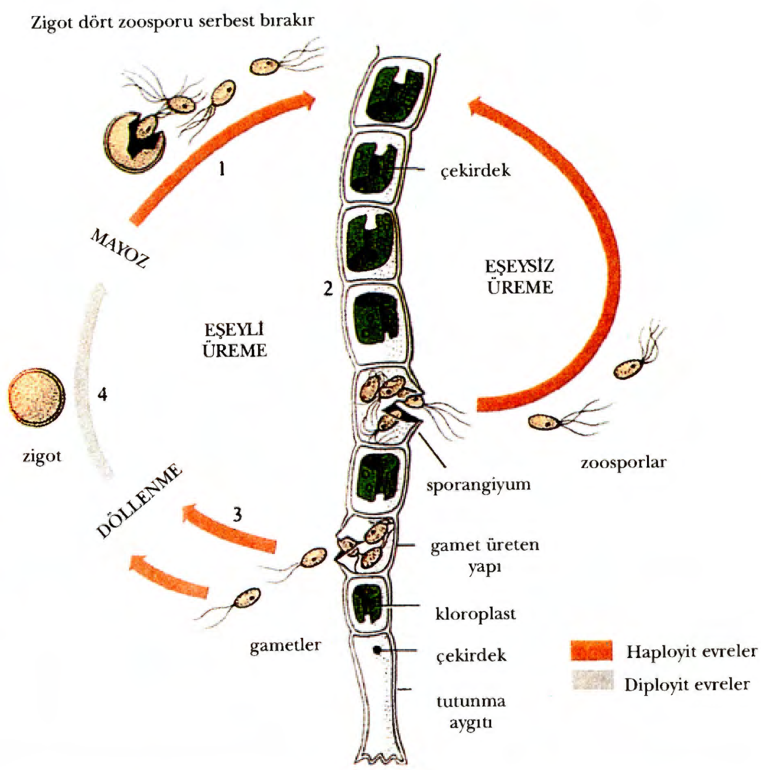


22.20 *Volvox*'da üreme
Sol: 500-50,000 vejatatif hücre içeren büyük bir koloni. Gelişmenin değişik evrelerinde, altı yavru koloninin, hâla ana koloninin matriksi içinde gömülü olduğu görülebilir. Sağ: Erkek ve dişi üreme yapılarına sahip bir koloninin yüzeyinden alınan kesit. Erkek üreme organı tarafından serbest bırakılan spermler dişi yapıya girerek yumurtayı döllerler. Bir durgunluk evresinden sonra, zigot mayoz geçirir; bu şekilde oluşan haployit hücreler sonuçta mitoz bölünmeyle serbest kalacak olan yeni bir yavru koloniyi oluştururlar. Burada gösterilen koloni, hem erkek, hem de dişi gametleri oluşturmaktadır; bazı türlerde ya da ırklarda, eşey ayrılmış olup, belirli bir koloni yalnızca bir çeşit gamet oluşturur.

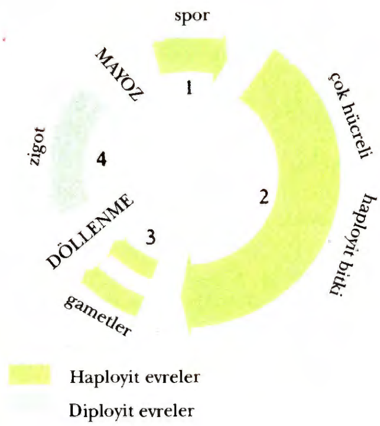
hücrelerinin birbirlerine olan bağımlılıklarının artması, böylece bunların koloniden ayrı yaşayamamaları ve bozulmaları halinde kolonilerin de yaşamlarını sürdürememeleri; (4) özellikle vejatatif ve üreme hücreleri arasında işbirliğin artması ve (5) izogamiden anizogamiye, ondan da oogamiya göreceli bir değişiklik. Hem oogamik alglerde, hem de oogamik yüksek bitkilerde dişi gametler, tipik olarak, ana organizmanın ya da koloninin içinde kalırlar ve gametlerin rasgele birleşme olasılığı azalır. Buna bağlı olarak daha az sayıda dişi gametin üretilmesine gereksinim duyulur ve bu az sayıdaki gamette büyük miktarda besleyici biriktirmek için büyük miktarda enerji ayrılabilir.

Chlamydomonas-Gonium-Pandorina-Eudorina-Pleodorina-Volvox serilerinin incelenmesi sırasında, her bir cinsin bir önceki cinsten kökenlendiği ifade edilmek istenmemiştir; mevcut kanıtlar, bunun olup olmadığı sonucuna ulaşmaya yetmemektedir. Bu serilerde her





22.22 *Ulothrix*'in yaşam döngüsü
Haployit bitki ya eşeysiz ya da eşeyli olarak üreyebilir (burada gösterildiği gibi tek bir iplik hiçbir zaman her iki şekilde asla üreyemez ise de). Eşeysiz üreme daha yaygındır; ipliğin belirli hücreleri sporangiyumları (zoosporları oluşturan bir yapı) ve zoosporları oluştururlar. Zoosporlar dibe çökerek yeni filamenti meydana getirirler. Belirli çevresel koşullarda iplik eşeysiz üremeyi durdurarak altında eşeyli üremeye başlayabilir; bir hücre gametangiyum (gamet oluşturan yapı) halinde özelleşerek izogametleri oluşturur. Bu tür iki gamet döllenme sırasında birleşebilir. Oluşan zigot mayoz bölünme geçirir ve zoosporları serbest bırakır.



22.23 Çok hücreli yeşil alglerin çoğu için karekteristik yaşam döngüsü
Burada çok hücreliliğin yalnızca haployit evrede olduğuna dikkat ediniz.

bir cinsin kendisinden bir önceki modern cinse bir çok yönden benzeyen bir atadan köken alma olasılıkları vardır. Bu nedenle, birhücreli bir atadan *Volvox*'a kadar olan gerçek evrimsel ilerlemenin, burada tartışılan modern cinslerinkine benzeyen bir dizi evreyi kapsadığı düşünülmektedir. Bu serilerin incelenmesi, karmaşık koloni formlarının nasıl gelişmiş olabilecekleri konusunda bir fikir verir. Ayrıca, bitkilerde çok hücreliliğin nasıl ortaya çıkmış olabileceğin gösterir. Bununla birlikte, *Volvox*'a koloni mi, yoksa çok hücreli mi deneceği büyük ölçüde kişilerin isteklerine bağlıdır.

Çok hücreli hayvanlar kesinlikle, *Volvox* ya da burada tartışılan diğer cinslerin herhangi birinden gelişmemişlerse de, çepersiz,

birhücreli organizma ile başlayan benzer bir evrimsel seri hayvanlar aleminde çok hücreliliğin başlangıcı olabilir.

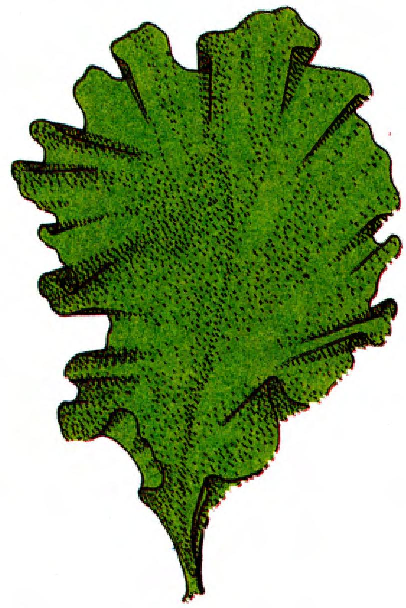
Bazı çok hücreli yeşil algler Yeşil alglerin çoğu, yaşam döngülerinde çok hücreli bir evreye sahiptirler. Bu evre, çoğu hallerde, türe bağlı olarak dallanmış ya da dallanmamış ipliksi bir tallusttan oluşur (Şekil 22.21).

Ulothrix türleri, bazıları denizlerde yaşamasına karşılık çoğuluğu ise tatlısularda yaşayan dallanmamış ipliksi formlardan oluşur (Şekil 22.22). Her bitkinin filamenti, özelleşmiş bir tutunma hücresiyle substrata bağlanmış, çok küçük lifsi bir yapı şeklindedir. Tutunma hücresi dışında, ipliğin tüm hücreleri birbirine benzer. Hücreler tekli seriler halinde uç uca gelecek şekilde dizilmişlerdir. İplikteki hücrelerin yatay olarak bölünmesi sonucu katılan yeni hücreler olgunlaştıkça ipliğin uzunluğu artar. Birbirine bitişik hücrelerin uç kısımlarında ortak çeperler bulunur. Bu, alglerde çok hücreliğin evrimi için temel bir basamak oluşturur. Hücrelerin her biri bir büyük çekirdek ve büyük bir kloroplast içerir.

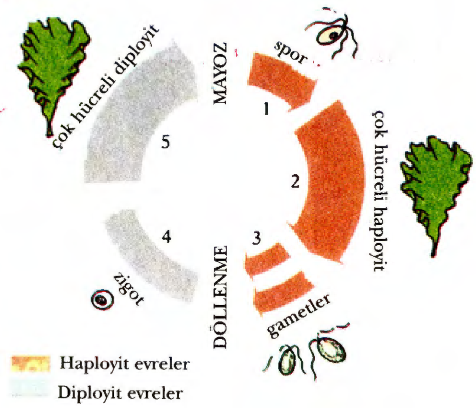
Ulothrix, parçalanarak (her bir parça tam bir bitkiye dönüşür), eşeysiz olarak oluşturulan zoosporlarla ya da eşeyli olarak üreyebilir. Tutunmaya yarayan hücre dışında, eşeysiz üremede, ipliğin herhangi bir hücresi her biri dört kamçılı zoosporları oluşturan bir ***sporangium*** olarak iş görebilir. Zoosporlar serbest bırakıldıktan sonra, kısa bir süre suda yüzerler ve daha sonra bir yere tutunarak yeni bir iplik oluştururlar.

Eşeyli üreme izogamiktir. İki kamçılı iki gametin birleşmesi ile oluşan zigot (Şekil 22.22 de 4. evre) kalın bir çeper oluşturur ve uygunsuz ortamsal koşullarına karşı koyabilen bir dinlenme evresi olarak iş görür. Çimlenme sırasında, zigot, mayoz bölünme ile haployit zoosporları oluşturur (1. evre); bunların her biri yeni bir ipliğe dönüşür (2. evre). Öyleyse, bu yaşam döngüsü ile *Chlamydomonas*'ınki arasındaki ana farklılık haployit çok hücreli evre (2. evre)'nin eklenmesidir. *Chlamydomonas*'daki gibi, tek diployit evre yalnızca zigottan oluşur. Bu tip yaşam döngüsü, şekil 22.23 de daha genelleştirilmiş olarak çizimlenmiştir.

Ulva ya da deniz marulu, iki hücre kalınlığında, yapraksı tallusa sahip bir yeşil alg örneğidir (Şekil 22.24). Bu bitkinin yaşam döngüsünde hem çok hücreli haployit, hem de çok hücreli diployit evre görüldüğünden (Şekil 22.25 de 2. ve 5. evreler) burada sözü edilen diğer yeşil alglerinkinden daha karmaşıktır. Tüm döngü aşağıdaki gibi özetlenebilir. Haployit zoosporlar (1. evre), 2. evredeki haployit çok hücreli tallusu oluşturmak üzere mitoz geçirirler. Bunlar, ya zoosporlar ile eşeysiz, ya da gametler ile eşeyli olarak çoğalabilirler (3. evre). Gamet çiftlerinin birleşmesi ile diployit zigotlar oluşur (4. evre).



22.24 Tallusu iki hücre kalınlığında olan yapraksı bir deniz algi, *Ulva*.



22.25 *Ulva*'nın yaşam döngüsü
Gametofit (çok hücreli haployit) ve sporofit (çok hücreli diployit) evreler eşit baskınlık gösterirler. *Ulva* ve yakın akrabalarının bu tip bir yaşam döngüsüne sahip olmaları onların yeşil algler arasında özel bir durum göstermelerine neden olur; Chlorophyta'nın sporotfit evrenin bulunduğu çoğu üyesinde döl almaşı görülmez.



22.26 *Spirogyra*'nın görünümü.

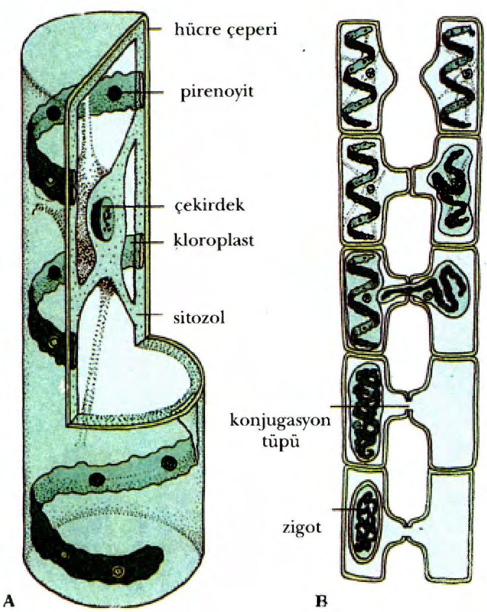
Çimlendikleri taktirde, mitozla (daha önce tartışılan yeşil alglerdeki gibi mayozla değil) bölünerek diployit çok hücreli tallusu oluştururlar (5. evre). En sonunda, bu diployit bitkinin belirli üreme hücreleri (sporangiyumlar) mayoz bölünme geçirirler. Bunun sonucunda, yeni bir yaşam döngüsü başlatan haployit zoosporlar oluşur.

Bitkilerde çok hücreliliğin ilk olarak gametofit evrede ortaya çıktığını ve bir çok yeşil algin sporofit evreye sahip olmadığını gördük. *Ulva* hem gametofit, hem de sporofit evrenin bulunduğu daha gelişmiş bir yaşam döngüsüne sahiptir. Bunun dışında, *Ulva*'da iki evre süre ve görünüş olarak birbirine az çok eşit olduğundan eşit ölçüde baskınlık gösterir. Başka bir deyişle, yaşam döngüsünün haployit bölümü diployit evre üzerinde daha uzun süre baskınlık gösteremez.

Yeşil algler üzerindeki incelememizi *Spirogyra* (Şekil 22.26) ile bitireceğiz. Bu alg çok çeşitli tatlısu habitatında yaşayan, garip bir ipliksi yapıya sahiptir. Bu alg olasılıkla, Chlorophyta'nın en yaygın üyesidir. Eşeyli yaşam döngüsü *Ulotrix*'inkine benzer; fakat, bunlarda gametler kamçısız olup, oluştukları ana bitkiden serbest bırakılmazlar. Bunun yerine, iki iplik yanyana uzanır ve hücrelerin birbirine temas ettiği tarafta bir çıkıntı oluşur; her bir hücre çiftinin çıkıntıları arasındaki çeperler parçalanır; daha sonra hücrelerden biri amip hareketiyle konjugasyon tüpünden geçip diğer bir hücre ile birleşerek bir zigot oluşturur (Şekil 22.27). Nisbeten çok az sayıda yeşil alg bu konjugasyon işlemi ile ürer. *Spirogyra* türlerinin çoğu, bazı yönlerden tuhaf olsalar da oogami ile üreyen ipliksi yeşil alglerden Charophyceae grubunun üyesidirler. Şu anki gen dizisi analizleri, kara bitkilerinin bu alglerden türevlendiği görüşünü desteklemektedir.

KARALARA GEÇİŞ

Şimdi, karalarda yaşayabilmek için çok sayıda uyum geliştirmiş olan karasal bitkilere geçelim. Yaşamın olasılıkla suda başladığını ve bir çok bitkinin, özellikle de alglerin halen büyük ölçüde sucul ortamda sınırlandığını görmüştük. Karada yaşayan az sayıdaki alg, gerçek olarak karasal olmayıp yalnızca çok nemli yerlerde ve aslında bir su filminin üzerinde yaşarlar. Evrimsel olarak, su yaşamından kara yaşamına geçiş basit olmamıştır. Kara yaşamına bağlı olarak ortaya çıkan sorunların çoğu çok fazla suya gereksinim duyulmasıyla ilgilidir. Diğer



22.27 *Spirogyra*'nın şematik görünümleri
(A) İplikçikten ayrılmış ve kısmen kesiti alınmış tek bir vejetatif hücre. Hücre boyunca uzanan spiral kloroplasta dikkat ediniz (bazı türler birden fazla kloroplasta sahiptirler). Kloroplast üzerinde çok sayıda pirenoyit bulunur. Hücre, büyük bir merkezi kofula sahiptir. Çekirdek, kofulun içinde sitoplazmik iplikçikler tarafından asılı tutulur. Bu iplikçikler, hücre çeperinin tam içinde bir tabaka oluşturan periferal sitozole bağlıdır. (B) Konjugasyon yapan iplikçikler. İki iplikçik yan yana uzanır ve her bir hücre çifti arasında bir konjügasyon tüpü gelişir. Hücrelerden biri diğer hücre ile birleşmek üzere tüp içinden geçerek sperm görevi yapar (bakınız ortadaki hücre çifti). Bu şekilde oluşan zigot, yaşam döngüsündeki tek diployit evreyi oluşturur.

herhangi bir canlı grubuna göre, su bitkiler için çok daha önemlidir. Örneğin, bitkiler normalde çok seyreltik olan (örneğin CO_2, havanın yalnızca yüzde 0.03'lük bölümünü oluşturur) ham maddelerin–ışık, karbondioksit gazı, fikse edilmiş azot, mineraller ve benzerleri-elde edilmesine bağımlıdır. Bu nedenle, bitkiler; yüzey-hacim oranlarını büyük ölçüde arttırmışlardır. Bunun amacı, ışık ve besleyicilerin alınımı için mevcut yüzey alanının maksimuma çıkarılmasıdır. Bunu gerçekleştirebilmek için enerjilerinin çoğunu çeperlerin ve zarların yapımına ayırırlar ve olması geretiği gibi küçük hücre hacimlerinin % 99'unu su ile doldururlar. Sucul bir ortamın dışında yaşamaya çalışan bir bitki, en az yedi, özel tehlike ile karşılaşır:

1. Bitki yüzeyinin tamamı su ile kaplı olmadığında, yeterli suyun elde edilmesi (hem çözdüğü besleyiciler için, hem de yeni hücrelerin doldurmak için)
2. Su ve çözünmüş besinlerin, sınırlı alınma bölgelerinden bitkinin diğer kısımlarına, fotosentez ürünlerinin ise bitkinin daha uzun süre bu işlemi yapamayan kısımlarına taşınması.
3. Buharlaşmayla aşırı su kaybının önlenmesi.
4. Bitkiyi kuşatan ortam sıvı yerine hava olduğunda, gaz değişimi için yeterince geniş ve nemli bir yüzeye sahip olunması.
5. Su üstünde durabilmeyi sağlayan akışkan ortam ortadan kalktığında büyük bir kütlenin yerçekimine karşı desteklenmesi.
6. Kamçılı spermin yüzmesine yetecek su bulunmadığında ve zigot ile genç embriyo kuruma tehlikesi ile karşı karşıya kaldığında üremenin gerçekleştirilmesi.
7. Karasal organizmaların sıklıkla maruz kaldıkları, fakat suyun ısı tutabilme kapasitesinin yükek olması nedeniyle göllerde ve denizlerde şiddeti büyük ölçüde azalmış olan sıcaklık, nemlilik, rüzgar, ışık ve diğer ortamsal parametrelerdeki aşırı dalgalanmalara karşı koyabilme.

Karasal bitkilerin evriminin bir çoğu bu sorunların çözümüne yardımcı olan uyumlar bağlamında anlaşılabilir (İlk kara hayvanları, daha küçük ölçekte de olsa aynı sorunlarla karşılaşmışlardır: hayvanların çoğunda yüzeyin hacime oranı çok daha düşük olup, hücrelerinde çok daha düşük bir su yüzdesine sahiptirler. Gerekli maddelerin onlara difüzyonla ulaşmasını beklemek yerine besinlerini araştırmak için hareket edebilirler).

Karasal bitkiler, tipik olarak, çok hücreli üreme organlarına sahiptirler. Bu organların dışındaki ***koruma hücreleri*** gametleri sararak onları kurumaya karşı korur.

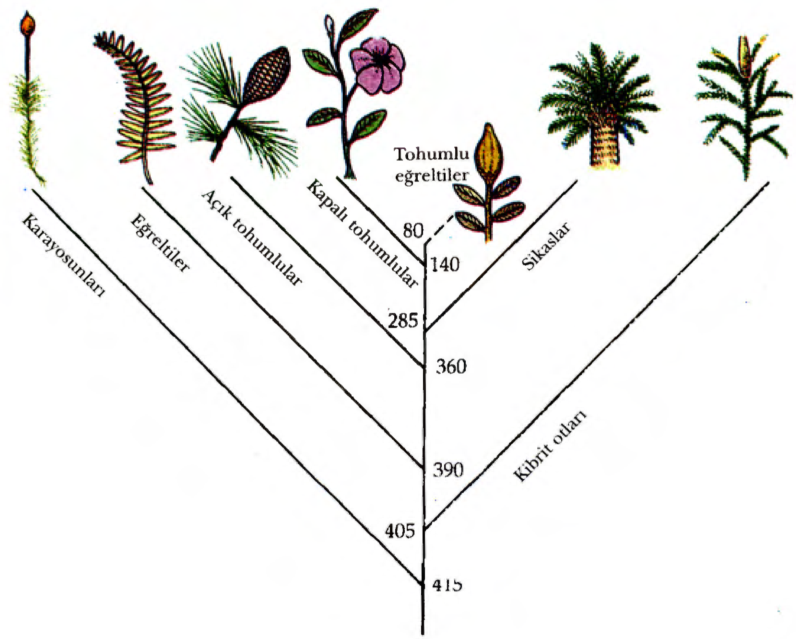
Bu tip erkek ve dişi üreme organları anteridyum ve arkegonyum olarak bilinir.[3] Aynı zamanda, sporangiyumlar da çok hücreli olup, bunlar da koruyucu bir hücre tabakasına sahiptirler. Oogamik olan bu bitkilerde yumurta hücreleri arkegonyumun içindeyken döllenirler. Zigotların her biri, arkegonyumun içindeyken çok hücreli bir embriyo oluşturur. Embriyo, ana bitkiden bir miktarı su ve besin alması nedeniyle, onun üzerinde yaşayan bir parazittir. Bu tip bir emb-

[3] "Oogoniyum" gibi "arkegoniyum" terimi de dişi gametleri oluşturan bir organı belirtir; fakat, botanikçilerin çoğu, "arkegoniyum"u yüksek bitkilerde etrafı kuşatılmış üreme organları, "oogoniyum"ları ise, alglerde, etrafında koruma tabakası bulunmayan üreme organını belirtmek için kullanırlar.

TABLO 22.1 *Ana bitki gruplarının karşılaştırılması*

Özellikler	*Phaeophyta*	*Rhodophyta*	*Chlorophyta*	*Bryophyta*	*Tracheophyta*
Seprmler genellikle kamçılı	+	-	+	+	+ ya da -
Klorofiller	*a + c*	*a*	*a + b*	*a + b*	*a + b*
Ana depo maddesi genellikle nişasta	-	-	+	+	+
Türlerin çoğunda sporofit gametofite eşit ya da baskın	+	*	*	-	+
Üreme organları çoğunlukla çok hücreli koruyucu tabaka ile kuşatılmış	-	-	-	+	+
Embriyo gelişimi arkegonyum içinde	-	-	-	+	+
Kutikula genellikle mevcut	-	-	-	+	+
Türlerin çoğunda gelişmiş içsel taşınım sistemi (hem ksilem, hem de flöem).	-	-	-	-	+

* Yaşam döngüleri tamamı bilinen Chlorophyta ve Rhodophyta türleri arasında, bazıları baskın bir gametofite, bazıları ise baskın bir sporofite sahiptir. Henüz, birçok tür yeterince çalışılmadığından, hangi durumun daha yaygın olduğunu söylemek mümkün değildir.



22.28 Günümüz kara bitkilerinin filogenisi Fosillerin varlığı bu ağacı kesinleştirmekte ve dallanma noktalarının kabaca tarihlendirilmesini sağlamaktadır (günümüzden milyonlarca yıl önceyi gösterir). Ucun yakınındaki ölü nokta, tohumlu eğreltilerin yaklaşık 80 milyon yıl önce ortadan kalktıklarını göstermektedir.

riyonik gelişme, nemliliği uygun olan bir mikro ortamda oluşan kuramaya karşı en duyarlı olunan gelişme evrelerine izin veren bir adaptasyon olup, memelilerdeki iç gebeliğe çok benzer.

Karasal bitki türlerinin toprak üstü kısımlarının yüzeyleri, mumsu bir kütikula ile kaplıdır. Kutikula, epidermisi suya geçirimsiz yapar ve aşırı su kaybının önlenmesine yardım eder.

Kara bitkilerinde, başlıca pigmentler klorofil *a* ve *b* ile karotenoyitlerdir. Depo maddesi ise nişastadır (Tablo 22.1). Diğer bir deyişle, bu bitkiler, onlardan köken almaları neredeyse kesinleşmiş olan klorofitlere biyokimyasal olarak benzerler. Karasal bitkileri evrimleşme sırasına göre inceleyeceğiz.

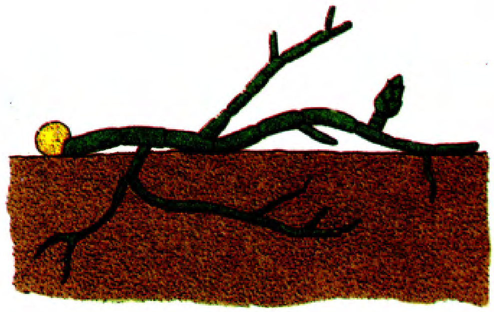
KARA YOSUNLARI (CİĞEROTLARI, BOYNUZLU CİĞEROTLARI VE YAPRAKLI KARAYOSUNLARI)

Kara yosunları nemli kayalık ve turbalıklar, orman tabanı, bataklıklar ve sulak alanlar gibi karalardaki nemli yerlerde ve akarsu ile havuzların kenarlarında yaşayan nispeten küçük bitkilerdir. Bazı türler uyku haline girerek ve büyümelerini durdurarak kurak dönemlerde yaşamlarını sürdürebilirler. Nemli bir ortama kesinlikle bağımlı olmaları iki özellikle ilişkilidir: bu bitkilerde arkegonyumdaki yumurta hücrelerine yüzmeleri gereken, kamçılı sperm hücreleri mevcuttur. Çoğunun iyi gelişmiş iletim dokuları ve buna bağlı olarak sıvıları içsel olarak uzun mesafeli taşıma yetenekleri yoktur. İletim demetli bitkilerde ana destek öğeleri olarak iş gören ikincil olarak kalınlaşmış çeperlerin bulunmayışı da, olasılıkla yosunların büyüklüklerini sınırlamaktadır.

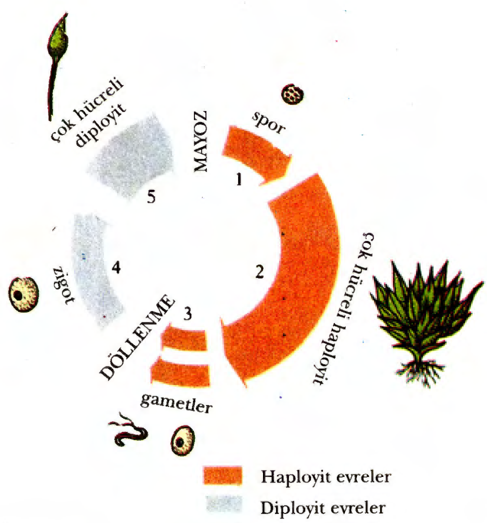
Bazı botanikçiler, kara yosunlarının ipliksi yeşil alglerden köken almış olduklarını düşünmektedirler. Gerçekten, protonema olarak isimlendirilen çok genç bir karayosunu bitkisi (Şekil 22.29), genellikle ipliksi bir yeşil alge benzer. Bitki büyüdükçe, protonema toprağa girerek bitkiyi toprağa bağlayan, su ve besleyicileri emen ve de kökler gibi iş gören bazı dallar (rizoyitler) oluşturur. Diğer dallar ise, gövde ve yaprağa benzeyen toprak üstü sürgünlerini oluştururlar.

Daha önce, daha büyük ve daha karmaşık algler arasında gametofit (çok hücreli haployit) evrenin indirgenerek, sporofitin (çok hücreli diployit) uzamasını kapsayan beliror bir evrimsel eğiliminden söz etmiştik. Örneğin, kahverengi alglerde sporofit evre, filogenetik olarak daha eski olan gametofit evreyle en azından eşit uzunlukta, hatta bazen ondan daha uzundur. Daha sonra göreceğimiz gibi, iletim demetli bitkilerin yaşam döngülerinde de benzer evrimsel eğilim görülür. Fakat haployit gometofitin açık bir baskınlık gösterdiği (Şekil 22.30'da 2. evre) karayosunlarında bu eğilim net değildir. "Yapraksı" yeşil karayosunu ya da ciğerotu bitkisi gametofittir. Bu bitkiler, anteridyum ve arkegonyuma sahiptirler. Bu yapılarda gametler mitozla oluşturulurlar (3. evre). Kamçılı erkek gametler, yani spermler, anteridyumdan serbest bırakıldıktan sonra yağmur ve çiğ gibi bir su filminde yüzerler. Bunlar kimyasal çekiciler sayesinde arkegonyuma ulaşırlar ve orada yumurta hücresini dölleyerek zigot oluştururlar (4. evre). Daha sonra, her zigot mitozla bölünerek diployit bir sporofit oluşturur (5. evre).

Bir, yapraklı karayosununda sporofit üç parçadan oluşur ve nispeten basit yapılıdır: "yapraksı" yeşil gametofite gömülü bir ayak, bir

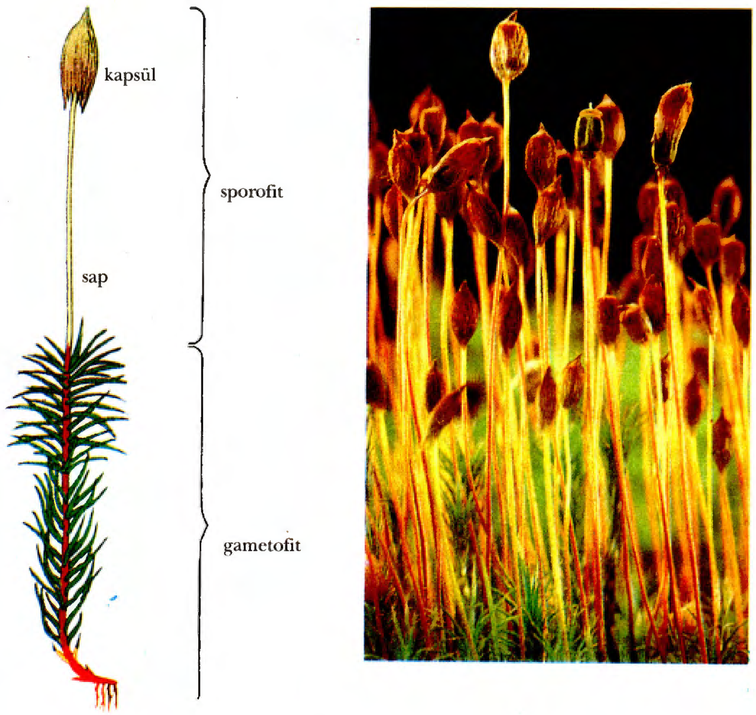


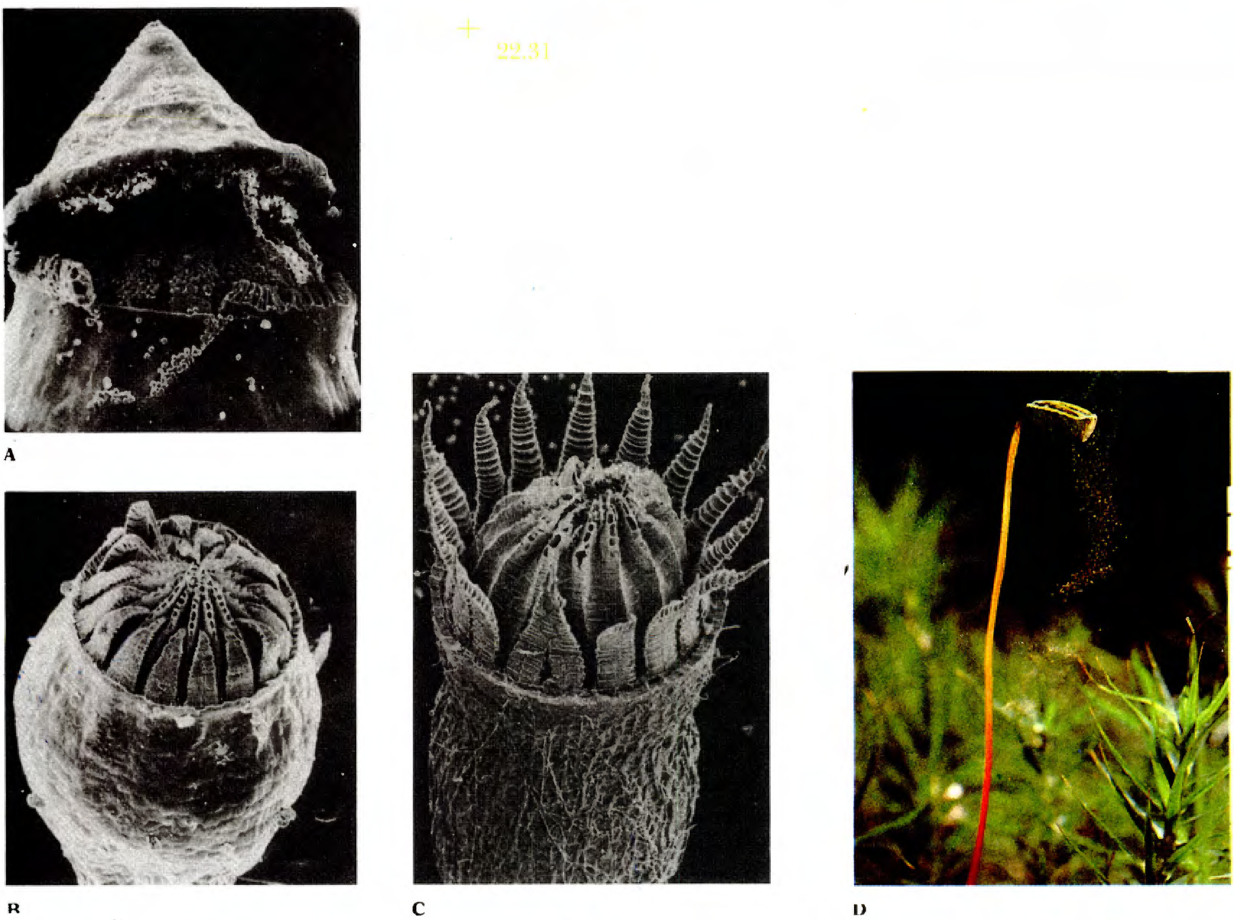
22.29 Genç bir karayosunu bitkisi
Spor (sarı) bir yeşil alge çok benzeyen ipliksi bir bitkiyi (protonema olarak isimlendirilir) oluşturur. Bu yapı gelişmiş bir kara yosunu bitkisine dönüşür.



22.30 Bir briyofitin yaşam döngüsü
Hem gametofit (2. evre), hem de sporofit (3. evre) mevcuttur. Gametofit baskındır.

22.31 Bir karayosunun gametofit ve sporofit evreleri
Alttaki "yapraksız" kısım haployit gametofittir (yeşil). Orta damar dışında, "yapraklar", yalnızca bir hücre kalınlığındadır. Bir ayak (burada görülmüyor), bir sap ve bir kapsülden oluşan diployit sporofit bitki (kırmızımsı altın renginde) gametofite bağlı olup, bir ölçüde onun üzerinde bir parazittir. Burada sporofitin kapsülü, gametofitin arkegonyumundan türemiş bir şapkayla -kaliptra- örtülüdür; bu, kaliptra, zamanla, kapsülü tamamen çıplak bırakarak düşer.

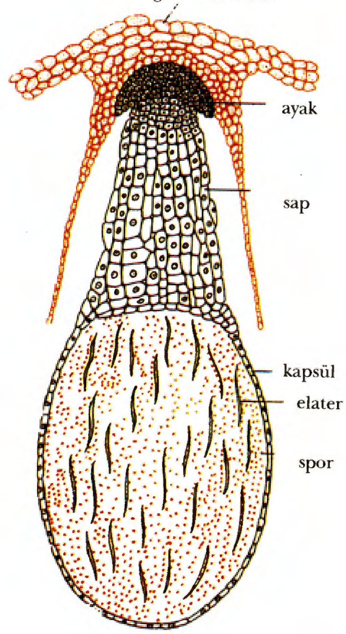




22.32 Bir karayosunundan sporun serbest bırakılışı
Bazı türlerde, sporofitler kapsüllerini patlatarak sporları etrafa yayarlar. Bu gerçekleşmeden önce kapağın açılması gerekir (A). Kapsülde bir dizi "diş" (B), koşullar uygun hale gelinceye değin sporları tutar; daha sonra, rüzgarla, yeni alanlara taşınacak olan sporları serbest bırakır (D).



22.33 Arkegonyumları taşıyan saplı reseptakuluma sahip ciğerotları *(Marchantia)*



22.34 *Marchantia* sporofiti
Bu ciğerotunun sporofiti, bir ayak, kısa bir sap ve bir kapsülden oluşan küçük bir yapıdır. Ayak, şemsiye şeklindeki reseptakulumun yüzey altı dokularında, gametofit bitki içinde gömülü kalır (Bakınız şek. 22.23). Olgun kapsül, sporları ve elaterler içerir. Bunlar, çeperleri spiral olarak kalınlaşmış, uzun hücrelerdir. Sonuçta, kapsülün çeperi sporları serbest bırakarak, kurur ve çatlar. Elaterler, sporların saçılmasına yardım ederler. Bunlar kuruyup, büzüldükçe parçalanarak sporların kapsülden fırlatılmasını sağlarlar.

sap ve uçta bir kapsül ya da sporangiyum (Şekil 22.31). Kloroplastlı olan sporofit hücreleri az da olsa fotosentez yaparlar. Aynı zamanda, bağlı oldukları gametofitten parazitik olarak besin maddesi alırlar. Sporofitin olgun kapsülünde mayoz bölünme ile haployit sporlar oluşur (Şekil 22.32). Bunlar daha sonra serbest hale geçerler (1. evre). Parçalanmaya karşı aşırı ölçüde dayanıklı olan, çok özelleşmiş bir çeperle kuşatılmış bu sporlar, uygunsuz koşullarda aktivitelerini uzun süre askıya alırlar. Bu sporlar, çimlendiklerinde protenemayı, sonuçta da gelişmiş gametofit bitkileri (2. evre) oluştururlar. Böylece, yaşam döngüsü tamamlanmış olur.

Bazı ciğerotlarının gametofit bitkileri kara yosunlarına benzerler. Ancak, bunlarda "yapraklar" daha az olup, gövdeler sürünücüdür. Diğer ciğerotları ise, substrat üzerinde uzanan yeşil yassı yapılar şeklinde büyürler. Bazı türlerde, anteridyumlar ve arkegonyumlar reseptakulumdan çıkarlar. Reseptakulum, bitkinin yassı kısmından yükselen saplar üzerinde yerleşmiştir (Şekil 22.33); diğer türlerde ise sap ve reseptakulum bulunmaz (bazen yalnızca sap bulunmaz); üreme organları ise sürünücü "yaprağın" üst kısmına gömülmüştür. Sporofitin daha basit olması dışında, bu tip bir yaşam döngüsü yapraklı karayosunlarınınkine çok benzer (Şekil 22.34). Eşeysiz üreme ise, bazen, gemma adı verilen özel hücrelerin üretilmesiyle oluşur. Gemmalar, yassı gametofitin yüzeyinde bulunan çanak benzeri yapılardır. (Şekil 22.35). Gemmalar ana bitkiden ayrıldıktan sonra gelişerek yeni bir gametofit oluşturabilirler.



22.35 Gemma çanakları
Burada, *Marchantia* gametofiti üzerinde iki çanak görülebilir. Gemma çanakları eşeysiz üremede iş görürler.

DAMARLI İLKEL BİTKİLER (İLETİM DEMETLİ İLK BİTKİLER)

Yosunların çoğunun karalarda yaşamalarına karşın, bu bitkiler tamamen karasal değillerdir. Halbuki damarlı bitkiler (***Tracheophyta***) karasal ortam için bir dizi uyumlar geliştirmişler ve bu uyumlar sayesinde koşullarını çoğunun uygun olmadığı karaları işgal edebilmişlerdir. Bu süreçte, onlar, botanikçiler tarafından beş alt divizyoya sınıflandırılacak ölçüde çeşitlenmişlerdir:

Divisio Tracheophyta
- Altdivizyo Psilopsida (psilopsitler)
- Altdivizyo Lycopsida (kibrit otları)
- Altdivizyo Sphenopsida (at kuyrukları)
- Altdivizyo Pteropsida (eğreltiler)
- Altdivizyo Spermopsida (tohumlu bitkiler)

Bu divizyonun tüm üyeleri (birkaç küçük istisna ile), en gelişmiş ve karmaşık alglerde bile bulunmayan dört önemli özelliğe sahiptirler: üreme organlarının çevresinde steril örtü hücrelerinin oluşturduğu koruyucu bir tabaka; arkegonyumların içinde tutulan çok hücreli embriyolar; topraküstü kısımların üzerinde kutikula ve en önemlisi, bitkinin içinde organik kimyasalların organize taşınımı dahil, topraktan su ve besleyicilerin alınmasını sağlayan gelişmiş bir içsel taşınım sistemi. Yalnızca sporofitlerde bulunan bu "boru" şebekesi, doğal olarak yaşam döngüsünde gametofitin yerine sporofit evrenin baskınlığının artmasını sağlamıştır (bakınız Tablo 22.1). Kuşkusuz, bu dört özelliğin tümü, karasal bir yaşam için temel uyumları oluşturmaktadır. En eski damarlı bitkilerde bulunmayan buna benzer diğer pek çok uyum, divizyonun daha gelişmiş üyelerinde ortaya çıkar; bu uyumların evrimsel geçmişi, iletim demetli bitkilerin karasal ortamı giderek genişleyen biçimde kendi çıkarları için kullanmalarının geçmişiyle çakışmaktadır. Kara yaşamına uyumun geçmişini kısaca inceleyelim.



22.36 ***Psilotum*'un sporofiti**

Psilopsida (psilopsitler) İletim demetli bitkilere ait en eski fosiller, geç Siluriyen dönemine aittir. Bu durum, iletim demetli bitkilerin 395 milyon yıl önce yaşadıkları anlamına gelmektedir (bakınız Tablo 19.1, s. 546). Bu bitkiler, psilopsida altdivizyosu içinde sınıflandırılmaktadır. Bu alt divizyonun üyelerinin çoğu Devoniyen döneminde yaşamış ve daha sonra ortadan kalkmıştır.

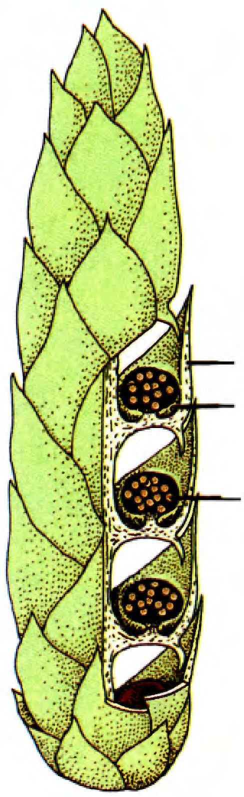
Sporofit psilopsitler yapraksız basit dikotomik dalllanmış bitkilerdir[4]. Kök tüylerine benzeyen bir hücreli rizoyitleri oluşturan yer altı gövdelerine sahip olmalarına karşın gerçek köke sahip değillerdir. (Şekil 22.36). Toprak üstü gövdeleri yeşil olup, fotosentez yaparlar. Toprak üstündeki bazı dalların uçlarında sporangiyumlar gelişir. Sporangiyum içinde mayozla haployit sporlar oluşur.

Psilopside üyeleri ve belirli bazı dallanmış ipliksi yeşil algler arasındaki benzerliği anlayan botanikçiler, ilksel iletim demetli bitkilerin bu tür alglerden köken aldıklarını varsaymışlardır; gen dizisi analizleri bu varsayımı doğrulamıştır.

[4] Bazı psilopsitler, görünüşte yapraklara benzeyen pulsu yapraklara sahiptir.



22.37 Üreme organlı (strobili) bir *Lycopodium*



22.38 Bir likopsit ya da "kibrit" otunun bir strobilusu
Sporofiller üzerindeki sporangiyumların düzenlenişini göstermek için kozalak benzeri yapının kısmen kesiti alınmıştır.

Lycopsida (kibritotları) Lycopsida altdivizyosunun ilk üyeleri, ilk psilopsidanın ortaya çıkışından yaklaşık 10 milyon yıl sonra Devoniyenin başlarında ortaya çıkmıştır. Bunlar, geç Devoniyen ve Karbonifer dönemlerinde, karalarda, baskın bitkiler arasına girmişlerdir. Bazıları, dünyanın ilk ormanlarını oluşturan çok büyük ağaç formunda idiler. Bununla birlikte, Paleozoyik devrinin sonuna doğru yerlerini daha gelişmiş iletim demetli bitkilere bırakmış olan bu grubun, günümüzde sadece beş cinsi yaşamaktadır. Bunlardan biri olan *Lycopodium,* Birleşik Devletlerin birçok yerinde yaygın olup çoğunlukla yılbaşı süslemelerinde kullanılmaktadır (Şekil 22.37).[5]

Psilopsitler'in aksine, kibritotları gerçek köklere sahiptirler. Genel olarak, bunların toprağa girmiş ve toprak altında dallanmış eski bir alg grubundan köken aldıkları öne sürülmektedir. Ayrıca, kibritotları, gövdenin dış dokularından basit pulsu çıkıntılar (emergensler) şeklinde oluştuğu düşünülen gerçek yapraklara sahiptirler. Üreme için özelleşmiş bazı yaprakların yüzeylerinde sporangiyumlar bulunur. Böyle üretken (verimli) yapraklara ***Sporofil*** adı verilir. Kibritotlarının çoğunda, gövdenin kısa bir sürgününde toplanan sporofiller kozalak benzeri bir yapı (strobilus) oluştururlar (Şekil 22.38). Koza-

[5] Kibritotlarının yaşayan diğer cinsleri, *Phylloglossum, Selaginella, Isoetes* ve *Stylites*'tir.



22.39 Karbonifer bataklık ormanı
Burada atkuyruklarının boğumlu gövdeleri ile bu boğumlardan çıkan yaprak halkasına dikkat ediniz. Sağda görülen gövde, bir kibritotudur.

lak, başı olan bir sopaya benzer; bu nedenle "Lycopsida","kibritotları" denilmektedir. (bununla birlikte, kibritotlarının gerçek, yapraklı karayosunları (briyofitler) ile akraba olmadıkları not edilmelidir).

Lycopodium tarafından oluşturulan sporların tümü canlı olup, her biri hem arkegonyum, hem de arteridyum taşıyan bir gametofit oluşturabilir. Bununla birlikte, bazı kibritotları(*Selaginella* gibi), farklı sporlar oluşturan iki tip sporangiyuma sahiptirler. Bir tip sporangiyum, arkegonyumları taşıyan dişi gametofitleri oluşturan ve megaspor denen çok büyük sporları oluşturur. Diğer tip sporangiyum ise, anteridyumları taşıyan erkek gametofitleri oluşturan mikrospor adı verilen küçük sporları oluşturur. *Selaginella*'nın megasporları embriyonik gelişimlerine sporangiyumun koruması altında başlarlar. Bu stratejinin tohumlu bitkilerde büyük ölçüde geliştiğini göreceğiz. Yalnızca bir çeşit spor oluşturması nedeniyle, hem erkek, hem de dişi organları taşıyan bir çeşit gametofite sahip olan *Selaginelle* gibi bitkiler ***homosporik*** olarak isimlendirilirler. *Selaginella* gibi bitkiler, hem megasporları (dişi), hem de mikrosporları (erkek) oluştururlar; eşeylerin, gametofit jenerasyonunda ayrıldığı böyle bitkilere ***heterosporik*** denir.

Sphenopsida (atkuyrukları) Atkuyrukları, fosil kayıtlarında ilk olarak geç Devoniyen döneminde ortaya çıkmışlardır. Bu bitki grubu, Karbonifer'de kara florasının başlıca elementi olmuş ve daha sonra azalmıştır. Halen yaşayan bir cins olan *Equisetum*'un üyelerine genel olarak atkuyrukları adı verilmektedir. Bunların çoğu, küçük boylu (1 m'den kısa) olmakla birlikte, eski atkuyruklarının bazıları büyük ağaçlar halindeydi (Şekil 22.39). Bugün kullandığımız kömürlerin çoğu bu bitkilerin ölü vücutlarından oluşmuştur.



22.40 Fosil bir atkuyruğu
Yaprakların oluşturduğu halkalar gövdenin her bir düğümünde yerleşmektedir.

Kibritotları gibi, atkuyrukları da gerçek köklere, gövdelere ve yapraklara sahiptirler. Gövdelerinin içi boştur ve bambu gibi boğumludur (Şekil 22.40). Bu, hem kuvvetli, hem de hafif bir düzenlenmedir. Sporlar gövde ucundaki kozalak benzeri yapılardan (strobilus) çıkar (Şekil 22.41). *Equisetum*'da tüm sporlar birbirine benzerler (yani bitkiler homosporiktirler) ve eşey ayrımı göstermediklerinden, sporlar hem arkegonyum, hem de anteridiyumları taşıyan küçük gametofitleri oluştururlar.

Pteropsida (eğreltiler) Botanikçilerin çoğuna göre, eğreltiler, psilopsidadan köken almışlardır. Bunlar, ilk olarak Devoniyen'de de ortaya çıkmışlar ve Karbonifer'de önemli ölçüde artmışlardır. Bu bitkilerde, geç Palezoyikte meydana gelen azalma, psilopsida, kibritotları ve atkuyruklarındaki azalmadan daha az şiddetli olmuştur. Günümüzde bir çok türü mevcuttur.

Eğreltiler, çok gelişmiş iletim sistemlerine, gerçek köklere, gövdelere ve yapraklara sahip, çok gelişmiş bitkilerdir. Yaprak oluşumunun kibritotlarınınkinden farklılık gösterdiği düşünülmektedir. Emergenslerin yerine, bunlar olasılıkla yassılaşmış ve ağ şeklini almış dalsı gövdelerden oluşmuştu– yani uçtaki dalların küçük bir grubu, olasılıkla, aynı düzlemde dizilmişler ve aradaki boşluklar doku ile dolmuştu[6]. Daha büyük olan bu tip yapraklar, atkuyrukları ve kibritotlarının emergens yapraklarına göre, fotosentez için daha büyük bir yüzey alanı sağlarlar.

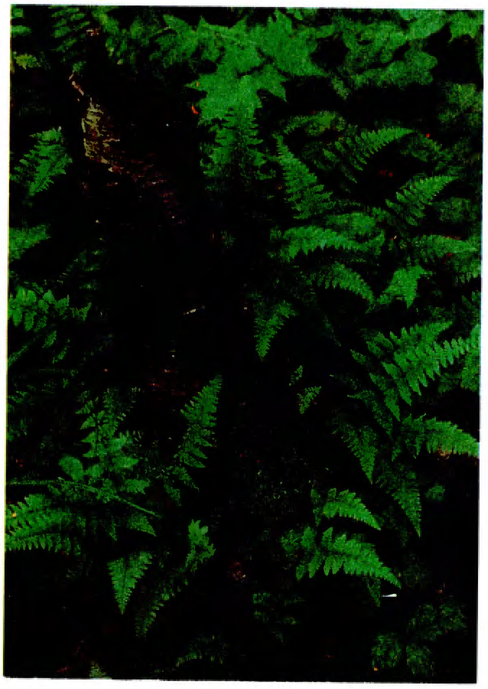
Eğreltilerin yaprakları çoğunlukla bileşik, bazen de basittir[7]. Bileşik yapraklar, bitkiye dantelimsi bir görünüm veren çok sayıda küçük yaprakçıklar halinde parçalanmıştır. Tropiklerde yaşayan ağaç eğreltiler gibi az sayıdaki eğrelti türünde gövde kalın ve diktir. Ancak günümüz eğreltilerinde, özellikle de ılıman kuşak yetişenlerde, gövdeler sürünücü ya da toprak altında olup, normalde görülenler yalnızca büyük yapraklardır.



22.41 ***Equisetum***
Olgun üreme organlarını taşıyan üç sap görülebilir.

[6] Emergensler şeklinde çıkan yapraklara mikrofiller, ağsı dallar şeklinde çıkanları ise megafiller denir.

[7] Eğer bir eğrelti yaprağı, yaprakçıklar halinde parçalanmışsa bunlara pinnat denir. Pinnatlar kendi aralarında pinnullar şeklinde alt kısımlara ayrılabilir.



22.42 Sonbaharda eğreltiler
Büyük yapraklı eğrelti bitkisi diployit sporofit evreyi oluşturur.

Büyük, yapraksı eğrelti bitkisi, diployit sporofit evreyi oluşturur (Şekil 22.42). Sporlar, bazı yaprakların (sporofiller) alt yüzeylerindeki sporangiyumlarda oluşurlar (Şekil 22.43). Bazı türlerde nispeten az değişikliğe uğramış olan sporofiller, üreme işine katılmayan yapraklara benzerler. Diğer türlerde ise sporofiller vejetatif yapraklardan çok farklı görünürler; bazen, başak şeklindeki yapılar oluşturan sporofiller yaprağa hiç benzemeyecek kadar çok fazla değişime uğramışlardır (Şek. 22. 44).

Zamanımızda yaşayan eğreltilerin çoğu homosporiktir, —yani bunların tüm sporları birbirine benzer. Sporlar, çimlendikten sonra, hem arkegonyum, hem de anteridyumları taşıyan gametofitler oluştururlar (Şekil 22.45). Bu gametofitler, çok küçük (genişlikleri 1 cm den az) ve ince ve de az ya da çok kalpsi yapıdadırlar. İnsanların çoğu eğreltilerin sporofitlerini tanır; fakat gametofitlerini hiç bilmezler. Hatta bunların eğrelti olduğu akıllarına bile gelmez. Bununla birlikte, eğrelti gametofiti küçük ve belirsiz olmakla birlikte bağımsız bir fotosentetik organizmadır. Bunlarda döl olması beş ana evrenden oluşur. Ancak, döl almaşında çok hücreli haployit evre çok indirgenmiş, çok hücreli diployit evre ise önem kazanmıştır (Şek. 22.46).

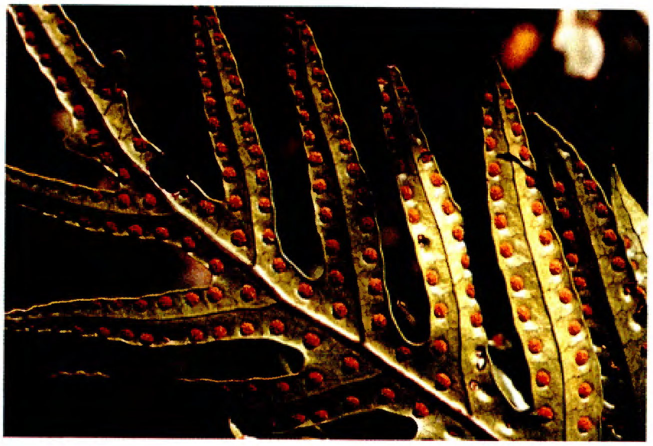
Eğreltiler (ve ayrıca yukarıda tartışılan iletim demetli bitkilerin üç ilkel grubu), bazı yönlerden kara yaşamına kara yosunlarından daha iyi uyum sağlamamışlardır. Bunların iletim demetli sporofitleri, daha kurak ortamlarda yaşayabilir ve daha fazla büyüyebilirler; fakat bu bitkilerin iletim demetsiz serbest yaşayan gametofitlerinin yaşamlarını yalnızca nemli yerlerde sürdürebilmeleri, spermlerinin kamçılı oluşu ve arkegonyumdaki yumurta hücrelerine yüzebilmek için bir su filmine gereksinim duymaları ve de genç sporofitin herhangi bir, korunmuş, tohum benzeri evre geçirmeksizin doğrudan zigottan gelişmesi gibi bir dizi nedenden ötürü, bu bitkiler, en azından belirli bir miktar nemin bulunduğu habitatlarda çok başarılıdırlar.

YÜKSEK BİTKİLER (TAMAMEN KARASAL)

YÜKSEK KARA BİTKİLERİNİN DOKULARI

Özelleşmiş hayvansal dokuları –sinir, kas, bağ doku (kemik, kıkırdak; kan ve bunun gibi) ve deriyi oluşturan ve sindirim sistemini, akciğerleri ve dolaşım sistemi gibi organları örten epitel dokuyu– hepimiz iyi biliriz. Daha önce gördüğümüz gibi, alglerde doku özelleşmesi yoktur. Bunlar, sulu ortamlarda yaşadıklarından, desteğe, solunum aygıtına ve içsel taşınıma gereksinim duymazlar. Bununla birlikte, karalara geçiş bu tür dokuları gerekli kılmıştır. Bu tip dokuların tümü tohumlu bitkilerde bulunur. Aşağıda özet olarak verilen bilgiler bu grubun dokularına dayandırılmaktadır.

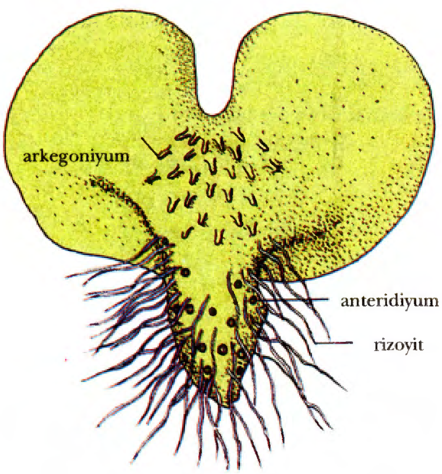
İletim demetli bitkilerin dokuları, botanikçiler tarafından çeşitli şekillerde sınıflandırılmıştır. Burada kullanılan sistem kabul gören birkaç sistemden biridir. Bitki dokularında herkesçe kabul gören bir gruplandırma sisteminin bulunamayışı, bitki hücrelerinin özelliklerinden kaynaklanmaktadır. Farklı hücre tipleri, birbirinden tamamen farklı olmayıp birbirleriyle ilişkilidir. Belirli bir hücre yaşamı sırasında tipini değiştirebilir. Sonuç olarak, bu tür hücrelerden oluşan dokular yapısal ve işlevsel özellikleri paylaşabilirler. Bundan başka,



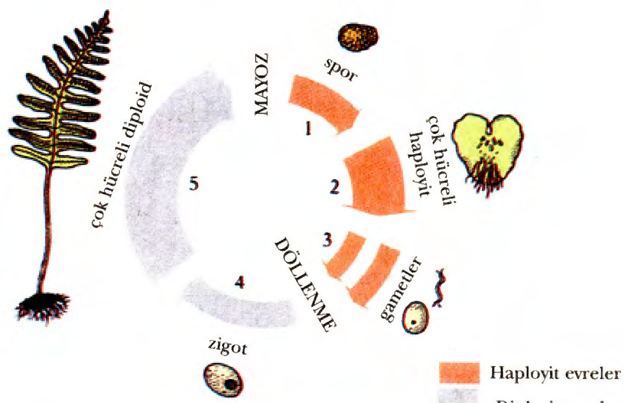
22.43 ***Polipodium*'un üretken yaprağının (sporofil) alt yüzeyi**
Yuvarlak noktaların her biri, bir sorustur. Bunlar bir çok küçük sporangiyumun biraraya gelerek oluşturdukları birer demettir.



22.44 Duyarlı eğreltinin yaprakları
Verimsiz yapraklar, genişlemiş ayalara sahiptirler; ancak, verimli yapraklar (sporofiller) üzüm salkımı şeklindeki üreme organı taşıyan başaklar şeklindedir.



22.45 Eğrelti gametofiti
Çok küçük ve kalp şeklindeki organizmanın alt yüzünün büyütülmüş görünümü.



22.46 Eğreltilerin yaşam döngüsü
Hem gametofit (evre 2), hem de sporofit (evre 5) bulunur. Sporofit çok daha iri yapılıdır. Bu yaşam döngüsünü Şekil 22.30'da karayosunladaki ile karşılaştırınız.

Ek Okuma

SPOROFİT BASKINLIĞININ EVRİMİ

Bir çok büyük bitki grubunda sporofit dölün baskınlığına olan eğiliminin arttığı gözönüne alınırsa, bu değişimin yaşam döngüsünde ortaya çıkma nedeni bir soru oluşturmaktadır. Uyum açısından, diployidinin haployidiye ne zaman üstünlük sağlaması gerekiyordu?

Bu konu, II. ve III. kısımlarda değindiğimiz gibi, eşeyli rekombinasyonun ortaya çıkma nedenine ilişkin daha büyük bir sorunun bir parçasını oluşturmaktadır. Buna verilecek yanıtın bir bölümü, organizmaların sürdürmeleri gereken kararlılık ve değişim arasındaki dinamik dengeyi kapsar. Başarılı bir organizmada oluşan kararlılık, kısa dönemde önemlidir. Başarılı bir organizmayı oluşturmuş ve işletmiş olan genetik program, gerçek olarak taslağını üretebilir. Replikasyon ve DNA'nın sürekli onarılması, kromozomlardaki bilgilerin doğruluğunun sürdürülmesine yardım eder. Aynı zamanda, koşullar zamanla kaçınılmaz olarak değişir. Organizmanın bu değişikliklere uyum sağlayabilmesi, er ya da geç, enzimlerde ya da düzenleme sistemlerinde değişiklik gerektirecektir.

Haployidi atasal bir durumdur. Bakteriler ve protistaların çoğunda haployidi neredeyse süreklidir. Haployidinin başlıca dezavantajı, onarılmayan mutasyonların yavaşça birikmesi ve gende değişikliğin doğrudan ortaya çıkmasıdır. Çünkü o genin değişikliğe uğramamış ikinci bir kopyası ya da kontrol gen dizisi mevcut değildir. Bu mutasyonlar, genellikle etkilenmiş bireylerin sağlığını bozarlar. Ancak, sayılarını 20 dakika gibi kısa sürede ikiye katlayan bakteriler, her bir mutant için genetik bilgisi mükemmel döller oluşturarak mutasyonu telafi ederler. Bundan başka, bakterilerin üreme hızlarının yüksek oluşu potansiyel olarak değişikliği telafi edebilen çok sayıda sabit varyantların oluşmasını sağlar. Ayrıca, gerektiğinde, konjugasyon da bireyler arasında büyük ölçekli genetik alış verişlere olanak sağlar.

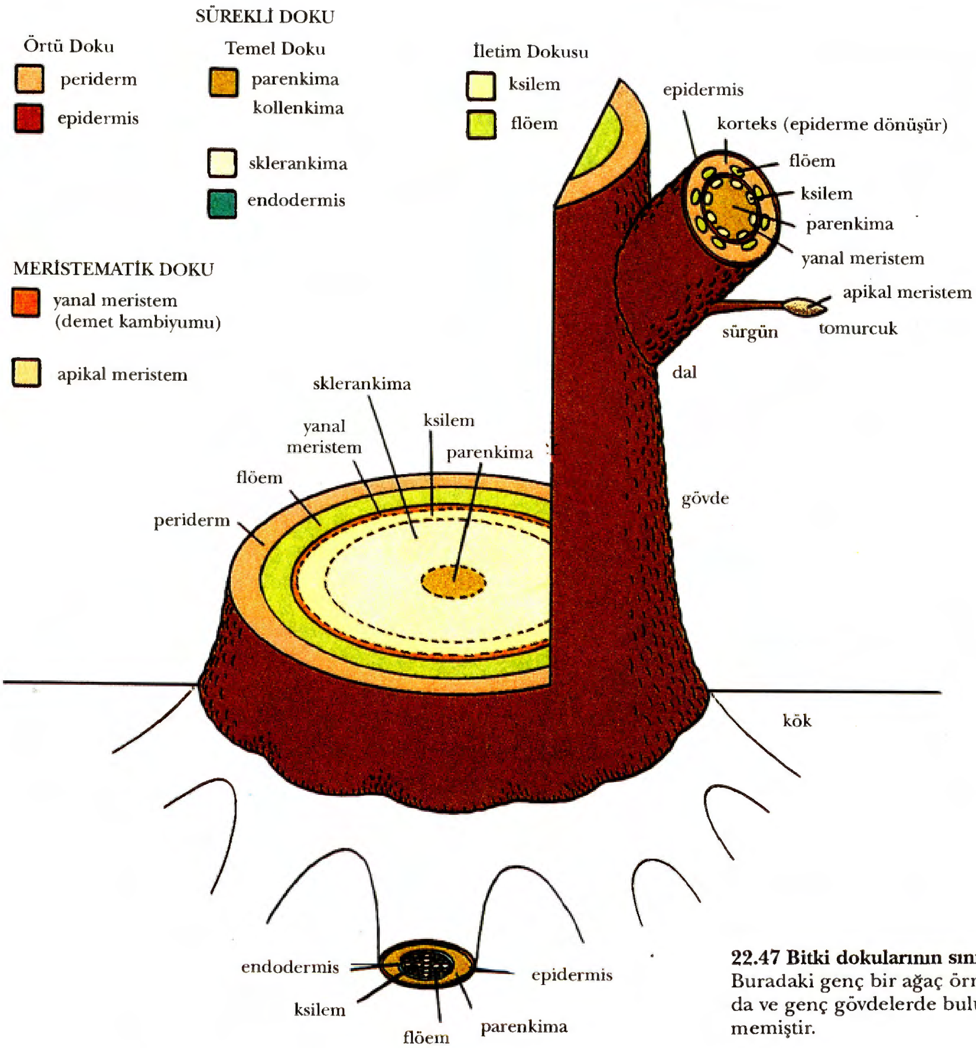
Birçok protista ve alg, bakteri yaşımının temel yapısı olan haployidiyi bir ölçüde paylaşır, küçük boyut, basit vücut organizasyonu, kısa üreme süresi ve yüksek üretkenlik. Fakat, organizmalar büyüyüp, daha karmaşık hale geldikçe, onların üreme öncesi mutasyona maruz kalma sıklıkları, risk altındaki genlerin ve kontrol gen dizilerinin sayısı ve gametler ya da yavrular oluşturulmadan önce çevresel koşullardaki değişiklikler artmaya başlar. Diployidi bu tüm açılardan yardım eder. Bir genin zarar gördüğü durumda her bir genin ikinci bir kopyası, yalnızca yedek ödevi görmekle kalmayıp, aynı zamanda bir bireye, bir genin birbirinden az da olsa farklı iki versiyonuna sahip olma ve belki de böylelikle her biri farklı koşullara optimize olmuş bir enzimin iki versiyonunu yapma olanağı sağlar. Bu olay, çok yaygın olup, 16. Bölümde gördüğümüz gibi, bir ölçüde heterozigot avantajları olarak isimlendirilebilen (bazı yazarlar buna hibrit kuvveti demektedirler) bir durum yaratır. Krossing over ve eşeyli rekombinasyon da diployidi'nin bu avantajları arttırmakta ve yalnızca mutasyonlara karşı değil, aynı zamanda rekabet, parçalayıcılık ve ekolojik şansa karşı daha fazla uygunluk sağlamaktadır. Aslında, daha basit organizmalarda, eşeyli üremenin çevresel zorluklar tanıtımdan başlatıldığı sıklıkla belirtmiştik. Bu, bir organizmadaki gen takımlarının allellerinin uzun süre en iyi kombinasyonları olamayacaklarının olası bir işaretidir. Bu nedenle, bitkiler giderek irileşip, geliştikçe sporofitlerin önemi artmakta ve bunlar karşılaştıkları riskleri bertaraf etmek için diğer yolları bulmaları gerekmektedir.

---

bitkisel dokular yalnızca tek tip hücreler içerebilir ya da değişik tipte hücreler içeren karmaşık bir yapı gösterebilirler. Kısacası, bitki dokuları, yapı, işlev, yerleşme bölgesi ve köken alma şekli gibi herhangi tek bir ölçüte dayanılarak tamamen karekterize edilemez ya da ayırdedilemez.

Bununla birlikte, tüm bitkisel dokular iki ana sınıfa ayrılabilir: meristematik doku ve sürekli doku. Meristematik dokular olgunlaşmamış hücrelerden oluşurlar ve aktif hücre bölünmesi gösteren bölgedendir. **Sürekli dokular** ise aktif hücre bölünmesi göstermeyen, daha olgun ve farklılaşmış hücrelerden oluşur. Bununla birlikte, bu ayırım her zaman kesin olmayayabilir. Çünkü bazı sürekli dokular belirli koşullar altında meristematik etkinlik kazanabilirler.

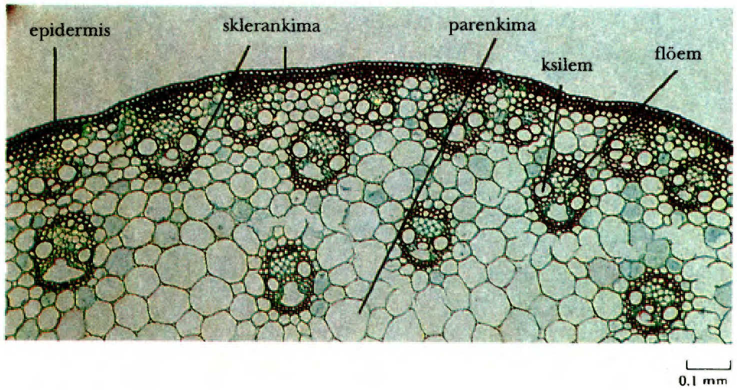
Sürekli dokular üç alt sınıfta ayrılırlar: örtü dokular, temel dokular ve iletim dokuları. Bunların herbiri de bir kaç farklı doku tipi içerir. Şekil 22.47'de burada kullanılan sınıflandırılma verilmiştir.



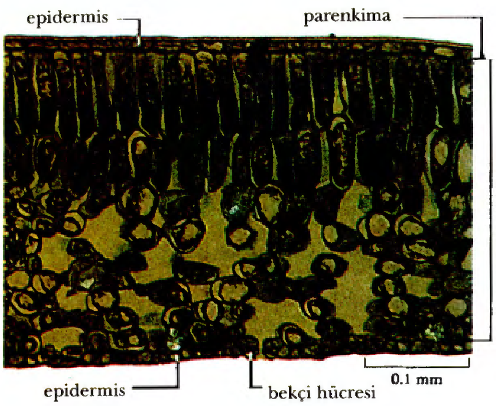
22.47 Bitki dokularının sınıflandırılması
Buradaki genç bir ağaç örnek verilmiştir. Yapraklarda ve genç gövdelerde bulunan kollenkima gösterilmemiştir.

Meristematik doku Meristematik dokular aktif olarak bölünebilen embriyonik, farklılaşmamış hücrelerden oluşur. Hücre bölünmesi embriyonik evrenin çok erken dönemlerinde başlar; ancak genç bitki geliştikçe, birçok bölge diğer işlevleri görmek için özelleşir ve yeni hücrelerin üretiminde ana bir rol oynamayı durdurur. Sonuç olarak, hücre bölünmesi, sınırlı bölgelerdeki bazı farklılaşmamış dokularda devam eder. Bu dokulara ***meristem*** adı verilir. Genel olarak, gelişmiş hayvan hücreleri, özel bir görev yüklenerek farklılaşırlar. Bu nedenle, hayvanlarda meristemin eşdeğeri bulunmaz.

Çok büyük varyasyon göstermeleri nedeniyle meristem hücrelerinin özelikleri hakkında herhangi bir genelleme yapmak zordur. Aslında, tipik bir meristematik hücre diye bir şey yoktur. Bununla birlikte, bu hücrelerin genellikle küçük, ince çeperli ve sitoplazmaca zengin (yani, yalnızca küçük kofulları sahip) oldukları söylenebilir. Ayrıca, meristematik dokularda hücreler arası boşluklar bulunmaz. Bir meristem tarafından oluşturulan yeni hücreler, başlangıçta meristemlere benzerler; ancak bunlar büyüyüp geliştikçe, özelikleri yavaşça değişir ve diğer bitki dokularının elemanları şeklinde farklılaşırlar.



22.48 **Bir mısır gövdesi parçasından enine bir kesit**



22.49 Kaya sarmaşığının yaprak enine kesitinin görünümü
Gazların yaprağa girişi ve çıkışını bekçi hücreleri düzenler.

Köklerin ve gövdelerin büyümekte olan uçlarında meristematik doku bölgeleri bulunur. Bu *apikal meristem*ler, bitkinin uzunluğuna büyümesinden sorumludurlar. Birçok bitkinin köklerinin ve gövdelerinin çevresinde de meristemler bulunur. ***Lateral (yanal) meristem*ler** denilen bu meristemler enine büyümeden sorumludurlar.

Örtü doku Adından da anlaşılacağı gibi, örtü dokular bitki vücudunu dıştan koruyan bir örtü oluştururlar. Genç bitkilerin kök ve gövdelerinde başlıca örtü doku ***epidermis*ten** oluşur (Şekil 22.48); epidermis, aynı zamanda, tüm yaprakların da koruyucu dokusudur (Şekil 22.49). Epidermis çoğunlukla tek bir sıra hücreden oluşur. Ancak, su kaybına karşı korunmanın önemli olduğu çok kurak ortamlarda yetişen bazı bitkilerde ise daha kalın olabilir.

Epidermis hücrelerinin çoğunda çok büyük bir koful ve yalnızca ince bir sitoplazma tabakası bulunur. Epidermis hücrelerinin dış ve yan çeperleri çoğunlukla bitkinin iç tarafına bakan çeperden daha kalındır. Bitkinin toprak üstü kısımlarındaki epidermis hücreleri, dış yüzeylerinde, çoğunlukla suya dayanıklı mumsu bir kutikula salgılarlar. Kalın dış hücre çeperi ile birlikte su kaybına, mekanik zararlara ve parazit mantarların saldırılarına karşı korunmaya yardım eder.

Toprak üstü kısımların epidermis dokularından, çoğunlukla bir ya da çok hücreli tüyler, dikenler ve salgı tüyleri oluşur. Bazı epidermis hücreleri, özellikle de yapraklardakiler, bekçi hücreleri olarak özelleşirler. Bunlar, gazların yaprağa girip çıkabildikleri epidermisteki küçük deliklerin (stomalar) büyüklüğünü düzenlerler (Şekil 22.49). 26. Bölümde görüleceği gibi, suyun emilmesi işlevini üstlenen kök epidermis hücrelerinde kutikula bulunmaz. Genellikle, bunların dış çeperleri toplam absorblayıcı yüzey alanını büyük ölçüde arttıran uzun tüyler geliştirirler.

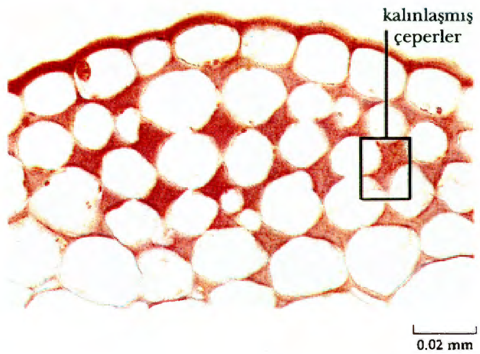
Bitkilerde işlevsel yanal meristemlere sahip gövdelerin ve köklerin çapları arttıkça, epidermis, yerini yavaşça periderm denen başka bir örtü dokuya bırakır. Bu doku, yaşlı ağaçlar için çok tipik olan mantarlaşmış dış kabuğu oluşturur. Aslında, işlevsel kabuk hücreleri ölüdür. Bunların su geçirmez hücre çeperleri bitkinin koruyucu dış örtüsü olarak işlev görür.

Temel doku Herbiri genellikle yalnızca tek tip hücreden oluştuğundan, temel dokuların çoğu basit dokular olarak kabul edilir. Aynı tipte olan bu hücreler, çoğunlukla, iletim sistemindekiler gibi, gelişmiş dokuların elemanları olarak ortaya çıkarlar. Aynı embriyonik bölgelerden oluşmuş olsalar bile, çeşitli embriyonik dokuların yapısal olarak birbirlerine benzemeleri gerekmez. Bu dokular, çoğunlukla, basit olarak, ne örtü, ne de iletim dokusu oluşturmayan dokular olarak tanımlanırlar.

1. *Parenkima*: Parenkima dokusu köklerde, gövdelerde ve yapraklarda bulunur. Parenkima hücreleri, ilkel bitkilerin neredeyse tüm vücutlarını oluşturan hücreler gibi nispeten özelleşmemiş olup, mitotik olarak uyku halindedirler. Bununla birlikte, aktif olarak bölünmeye ve özel dokular halinde farklılaşmaya başlayarak dormansiyi kırabilme yetkinliği gösterirler – yani, başka hücre tipleri oluşturmak için meristematik etkenlik kazanabilir ya da daha fazla özelleşebilirler. Primer (birincil) çeperlere sahip parenkima hücrelerinde, sekonder (ikincil) çeper bulunmaz. Genel olarak, bunlarda, sitoplazma tabakasının kuşattığı büyük bir koful bulunur. Hücreleri gevşek dizilişli olduğundan, parenkima dokusunda hücreler arası boşluklar boldur (Şekil 22.48 ve 22.49). Yapraklardaki kloroplastların çoğu parenkima dokusundaki hücrelerde bulunur. Fotosentez, en fazla bu dokuda gerçekleşir. Gövde ve köklerin parenkiması, besleyici ve su biriktirme işlevi görür. Parenkima su alıp şişince bitkiye destek verir ve şekil almasını sağlar.

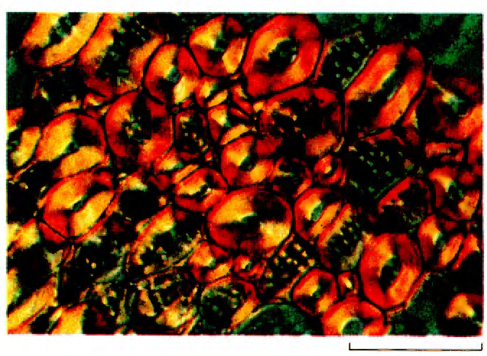
2. *Kollenkima:* Parenkima gibi, kollenkima da basit bir dokudur. Hücreleri işlevsel durumda çoğunlukla canlıdır. Kollenkima hücreleri tipik olarak daha uzun olup, çeperleri düzensiz olarak kalınlaşmıştır. Kalınlaşma, genellikle kenarlarda (enine kesitte köşe olarak görünür; Şekil 22.50) çok belirgindir. Kollenkima, genç bitkilerde, yaşlı bitkilerin odunsu olmayan gövdelerinde ve yapraklarda önemli bir destek dokusu olarak iş görür.

3. *Sklerenkima*: Kollenkima gibi, sklerenkima da destek işlevi gören basit bir dokudur. Bununla birlikte, kollenkima hücrelerine göre, sklerenkima hücreleri daha fazla özelleşmişlerdir; işlevsel olarak olgunluğa eriştiklerinde çoğu ölü olan bu hücrelerin, sertleşmiş ikincil çeperleri bitkiye diklik verir. Bu çeperler genellikle çok kalındır. Bu nedenle, hücre de nadiren bir lümen (iç boşluk) bulunur (Şek. 22.51).

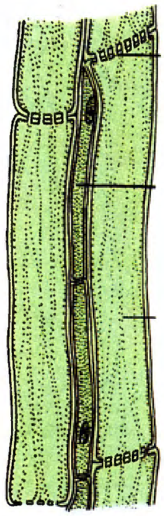


22.50 Pancar yaprak sapında kollenkima hücreleri
Özellikle hücrenin köşelerindeki kalınlaşmalara dikkat ediniz.





22.51 Sklerenkima
Solda: Mısır gövdesindeki liflerden enine kesit.
Sağda: Armut meyvasının taş hücreleri



22.52 Kalburlu borular ve arkadaş hücrelerinin boyuna kesiti
Flöem elementleri olgunlaşınca çekirdeklerin yitirirler; ancak sitoplazmalarını korurlar

Sklerenkima hücreleri genel olarak iki sınıfa ayrılırlar; lifler ve sklereitler. ***Lifler***, iki ucu sivri çok uzun hücrelerden oluşurlar. Bunlar, kaba ve sağlam, ancak esnektirler; ticari keten ve kendir, sklerenkima liflerinden elde edilir. ***Sklereit***ler ise değişken ve genellikle düzensiz şekillidirler. Daha basit, dallanmamış sklereitler, genellikle ***taş hücreleri*** olarak isimlendirilirler. Bunlar, fındık kabuğunda ve tohumların sert kısımlarında yaygındırlar. Ayrıca, sert meyvaların etli kısımlarında dağınık halde bulunurlar. Örneğin, armutların kumsu yapılarını küçük taş hücrelerinin oluşturduğu kümeler verir (Şek. 22-51. Sağ).

4. *Endodermis* Endodermis, herhangi bir sınıflandırmaya sokulması zor olan bir dokudur. Bu doku, köklerin ve nadiren gövdelerin merkezi iletim demetlerini kuşatır. Genç endodermis hücreleri, uzamış parankima hücrelerine benzerler. Ancak bunlarda, kimyasal olarak farklılık gösteren bir şerit, her hücrenin ışınsal (yan) ve uç çeperlerinin çevresini kuşatır. Bu, kuvvetli ve suya dayanıklı şerit, ***Kaspari şeridi*** olarak isimlendirilir. Bu şerit, su ve eriyik geçişinin kontrol edilebildiği metabolik olarak aktif hücrelerden olan dışında, sıvıların köklerin içine ve dışına geçmesini önler. Yaşlı endodermis hücrelerindeki çeperler, Kaspari şeridini belirginsiz hale getirerecek denli kalınlaşabilir; ancak bu, kimyasal reaksiyonlarla anlaşılabilir. Endodermis dokusunu oluşturan hücreler tek sıralı olup, hücre arası boşluklar bırakmaksızın yan yana sıkı bir şekilde dizilmişlerdir. Endodermisin olası işlevleri 26. Bölümde tartışılacaktır.

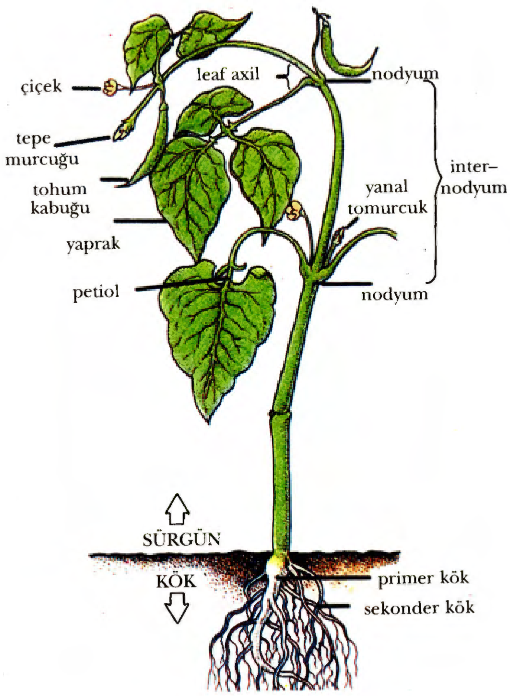
İletim dokusu Yüksek bitkilerin ayırdedici bir özelliğini oluşturan iletim dokusu bu bitkilerin karasal ortamda, geniş yayılış göstermelerini mümkün kılmıştır. Bu doku, tüp ya da kanal şeklindeki hücrelerden oluşmuştur. Su ve çözeltideki diğer maddeler bu hücreler içinde bitkinin bir kısmından diğerine taşınır. Başlıca iki tip iletim dokusu vardır: ksilem ve flöem. Bunların her ikisi de gelişmiş dokulardır –yani, birden fazla tipteki hücreden oluşmuşlardır. Karasal bitkilerde iletim sisteminin nasıl çalıştığı 29. bölümde daha ayrıntılı ele alınacaktır.

1. *Ksilem* Ksilem, su ve suda çözünmüş maddelerin bitkide yukarı doğru taşınımında iş gören bir dokudur. Köklerden, gövdeye ve gövdenin bir uzantısı sayılan yapraklara uzanan bir yol oluşturur. Çiçekli bitkilerde –ksilemleri atasal formdakine en az benzeyen gelişmiş ksileme sahip bitkiler– ksilem iki elemandan oluşur: **trakeitler** ve **trakeler**. Ayrıca, çiçekli bitkilerin ksileminde, çok sayıda parenkima ve sklerenkima hücreleri (bazı sklereitlerin yanısıra, çoğunlukla kalın çeperli sklereitler) bulunur. Gelişmiş, işlevsel ksilemde canlı olan bir hücre grubu parenkima hücreleridir: trakeitlerin, trakelerin ve sklerankima hücrelerinin hem sitoplazmaları hem de çekirdekleri olgunlaştıklarında parçalanırlar. İşlevsel yapılar olarak geride kalın hücre çeperleri kalır. Trakeitlerde ve trakelerde, çeperler, geçitler ya da tüpler oluştururlar. Maddeler bu geçitlerin içinden maddeler dikey olarak taşınabilir.

Ksilemin tek görevi taşıma değildir. Diğer bir görevi, özellikle bitkinin toprak üstü kısımlarına destek sağlamaktır. Ksilemde bulunan çok sayıdaki lif bu şekilde iş görür. Kalın çeperli trakeitler de önemli destek elementleridir. Ağaçlarda, ksilem genellikle odun olarak bilinir.

2. *Flöem:* İletim dokusunun ikincisi olan ve içerisinde, maddele-

rin, hem yukarı hem de aşağıya doğru taşındığı flöem, ksileme benzemez. Flöem, özellikle, karbonhidrat ve amino asitler gibi organik maddelerin taşınmasında iş görür. Örneğin, yeni sentezlenmiş organik moleküller depolanmak üzere yapraklardan gövde ve köklere ya da hemen kullanılmak üzere bitkinin büyüme noktalarına flöem ile taşınır. Ksilem gibi flöem de gelişmiş bir dokudur. Flöeme özgü kalburlu borular ve arkadaş hücrelerinin yanında, hem parankima hem de sklenankima hücreleri içerirler. Kalburlu borular (Şekil 22.52), dikey taşınım sağlayan flöem birimleridir. Bunlar olgunlaşınca çekirdekleri parçalanır; ancak, sitoplazmaları kalır. Olgun haldeyken, hem çekirdek hem de sitoplazmalarını koruyan ***arkadaş hücreleri*** ise çok gelişmiş bitkilerde kalburlu borular ile birlikte bulunurlar.



22.53 Resim Sayfa 633

22.53 Çiçekli bitki yapısının diyagramı
İletim dokusu (dıştan görülmeyen) bitkinin tüm kısımlarında süreklilik gösterir.

BİTKİ ORGANLARI

Yüksek kara bitkilerinin vücudu genel olarak ikiye ayrılır: kök ve gövde (Şekil 22.53). Bunlar, özellikle iletim dokusunun düzenlenmesi ve kökenlenme modeli yan köklerin ve dalların oluşma şekli ve yaprakların kökte değil, gövde de bulunması gibi çok sayıda morfolojik özellikliğe dayandırılarak ayrılabilir. Dokuların çoğu, hem kök hem de gövde olmak üzere ana bir eksen boyunca devamlılık gösterir. Örneğin, dizilişi bir ölçüde farklı olmakla birlikte, kök ve gövdenin iletim dokusu kesintisiz bir taşıma sistemi oluşturur.

Bir bitkide köklerini başlıca görevi, su ve mineraller gibi inorganik besinlerin almak, onları taşımak, besin depo etmek ve bitkiyi ve toprağa bağlamaktır.

Yapısal olarak biraz daha karmaşık olan sürgünler, gövde ile özellikle yaprak ve üreme organları gibi (kozalak ya da çiçekler) gövdenin uzantılarından oluşur. Kuşkusuz, yapraklar, kritik fotosentez süreçlerinin gerçekleştiği ana organlardır. Gövde ise, destek ve içsel taşınımda iş görür.

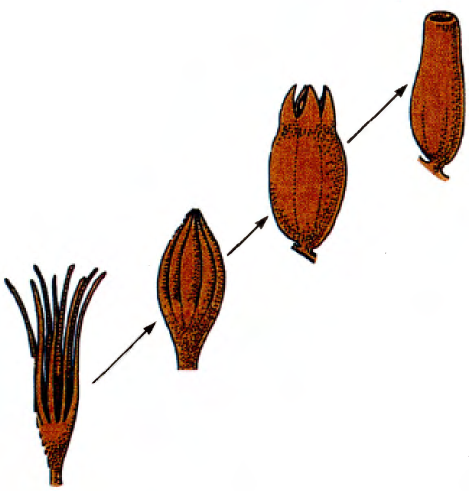
Belirli organların sayısı –kök, gövde, yaprak ve üreme organları– yüksek hayvanlarda bulunanlardan çok daha azdır. Genelde, bitki vücudu hayvan vücudu gibi kolaylıkla ayırdedilebilir, işlevsel bileşenlere ayrılamaz; bitkinin kısımları, daha ayırdedilemez biçimde birbiri içine girmiş olup, bazı yönlerden daha sürekli bir bütün oluşturur. 13. Bölümde işaret ettiğimiz gibi, bitkilerin çoğu bir noktaya bağlı halde bulunan ototroflar olmaları nedeniyle, hayvanlar için önemli olan hareket, beslenme, sindirim ve atıkların atılması için gerekli dokulara ve organlara gereksinim duymazlar. Bitki organlarındaki dokuların düzenlenişi daha sonraki bölümlerde ayrıntılı olarak açıklanacaktır.

SPERMOPSIDA (TOHUMLU BİTKİLER)

Tohumlu bitkiler, şu ana değin karasal ortamı tümüyle kullanmada çok başarılı olmuşlardır. Bu bitkiler, ilk kez, Devoniyen sonlarında ortaya çıkmıştır; Karbonifer'de ise kibritotları ve atkuyruklarının yerini alarak baskın karasal bitkiler haline gelmişlerdir. Bu özelliklerini günümüzde de sürdürmektedirler. Bu bitkilerde, gametofitler, eğreltilerinkinden bile daha fazla indirgenmiş –gametler fotosentez yapamaz ve serbest yaşayamaz– olup, günümüzdeki türlerin sperm

TABLO 22.2 *Tracheophyta* alt bölümlerinin karşılaştırılması

Özellikler	*Psilopsida*	*Lycopsida (kibritotları)*	*Sphenopsida (atkuyrukları)*	*Pteropsida (eğreltiler)*	*Spermopsida* *Gymnospermler (kozalaklılar)*	*Spermopsida* *Angiospermler (çiçekli bitkiler)*
İletim dokusu	+	+	+	+	+	+
Gerçek kök ve yapraklar	-	+	+	+	+	+
Megafil yapraklar	-	-	-	+	+	+
Gametofitin sporofit dokusunda tutulmuştur	-	-	-	-	+	+
Kamçısız sperm hücreleri	-	-	-	-	+ (– ilkel gruplarda)	+
Tohumla üretme	-	-	-	-	+	+
Çiçekler ve meyve	-	-	-	-	-	+



22.54 Tohumun olası evrimine ilişkin bir model
Burada ortadan kalkmış dört, tohumlu eğrelti türüne ait tohumlar görülmektedir (pteridospermler); integümentin gelişiminin giderek artığına dikkat ediniz. Bu sıranın, diğer bitkilerin tohumlarının evrimleşme sırasına benzediği düşünülmektedir.

hücreleri serbest yüzen, kamçılı hücrelerden oluşmaz. Buna ek olarak, genç embriyo, bol miktarda besleyici ile birlikte, kurumaya dayanıklı bir tohum kabuğu tarafından sarılır ve uzun bir süre uyku halinde kalabilir (Şekil 22.54). Kısaca, daha ilkel, iletim demetli bitkilerde, kolayca zarar gören üreme işlemi tohumlu bitkilerde ortadan kalkmıştır (Tablo 22.2).

Genel olarak, tohumlu bitkiler, Gymnosperm ve Angiospermler olmak üzere iki sınıfa ayrılırlar. Bununla birlikte, son yıllarda, gimnospermler adı altında birarada sınıflandırılmış beş grup arasındaki ilişkilerin özel bir yakınlık göstermediği ve bu grupların en az angiospermlerden farklı oldukları kadar birbirlerinden de farklı oldukları giderek daha fazla açıklık kazanmıştır. Bu nedenle, modern sınıflandırmaların çoğu gimnospermlerin her bir grubunu ayrı bir sınıf olarak kabul etmektedir. Biz bu sınıflandırmayı kitabın sonanda ve aşağıda ancak grupları birlikte inceleyeceğiz.

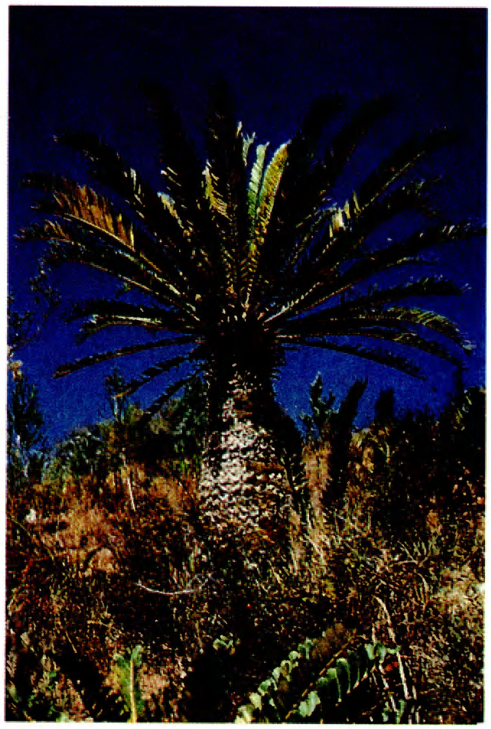
Altdivisio Spermopsida
- Sınıf Pteridospermae
- Sınıf Cycadae
- Sınıf Ginkgoae
- Sınıf Coniferae
- Sınıf Gneteae
- Sınıf Angiospermae

(Pteridospermae – Gneteae: Gymnospermler)

Gymnospermler (açık tohumlular): Fosil kayıtlarında ilk gymnospermlere yaklaşık 350 milyon yıl önce, Devonien sonlarında rast-

lanmıştır. Bu ilk tohumlu bitkilerin bir çoğunun yapısı eğreltilerinkine benzediğinden, bunlara ait fosillerin, yıllarca eğrelti fosilleri olduğu düşünülmüştür. Bununla birlikte, zamanla, kömür çağı ormanlarının önemli elemanları olan bazı "eğreltilerin"in spor değil, tohum ürettiklerine ilişkin kanıtlar birikmiştir. Bugün, bu fosil bitkiler, –genel olarak tohumlu eğreltiler olarak isimlendirilirler– birlikte, Spermopsida alt bölümünün Pteridospermae sınıfı olarak gruplandırılmışlardır. Günümüzde bu sınıfın hiçbir üyesi yaşamamaktadır.

Diğer bir eski grup olan sikaslar ve akrabalarının (Cycadae sınıfı) tohumlu eğreltilerden kökenlenmiş olabilecekleri sanılmaktadır. İlk olarak Permiyen'de ortaya çıkan bu bitkiler, Mezozoyik çağında çok bollaşmışlardır. Bunlar, büyük, palmiye benzeri yapraklara sahiptirler; dinazor çağı resimlerinde sıklıkla görülen palmiye benzeri bitkiler gerçek palmiyeler olmayıp, genellikle sikaslardan oluşmaktadır. Sikaslar, Angiospermlerin Kretase devrinde artmasından sonra sikaslar azalmışlardır; ancak günümüzde yüzden fazla tür içeren dokuz cins yaşamını sürdürmektedir (Şekil 22.55). Genel olarak, sago palmiyeleri olarak isimlendirilen bu bitkiler, bazı tropikal bölgelerde oldukça yaygındırlar. Bir cins (*Zamia*), Florida'da yaşamaktadır.



22.55 Yaşayan bir sikas
Genellikle "sago palmiyeleri" olarak isimlendirilmelerine karşın, bu bitkiler gerçek palmiyeler olmayıp, eski bir gimnosperm grubunun üyeleridir.

Ginkgoae sınıfı, daha önce geniş yayılışı olan; ancak şimdi neredeyse tamamen kaybolmuş diğer bir grubu kapsamaktadır. Şu anda yaşayan tek bir türü vardır. Ginko ya da kızsaçı adı verilen bu bitki, genellikle bir süs bitkisi olarak yetiştirilmekte olup, doğal formuna pek rastlanmaz.

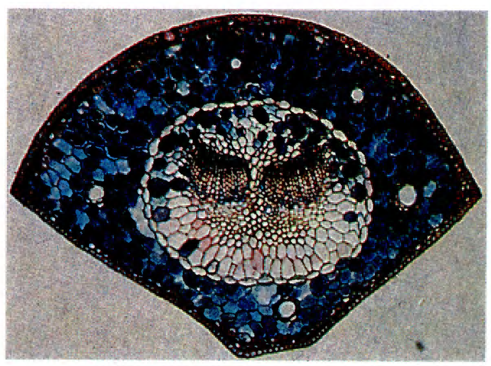
Çamlar, ladinler, göknarlar, mazılar, porsuklar ve melezler gibi yaygın türleri içeren kozalaklılar (Coniferae sınıfı), Gymnospermlerin şu ana kadar en iyi bilinen grubudur.

Bu bitkilerin çoğunda yaprakların içsel düzenlenişi, angiospermlerinkinden biraz farklıdır. Yapraklar, küçük, herdemyeşil ibreler ya da pullardan oluşmaktadır (Şekil 22.56, 22.57). İlk olarak karbonifer döneminde ortaya çıkan bu grup, mezozoyik'te yaygınlığını arttırmıştır ve dünya florasının önemli bir bölümü olarak kalmıştır.

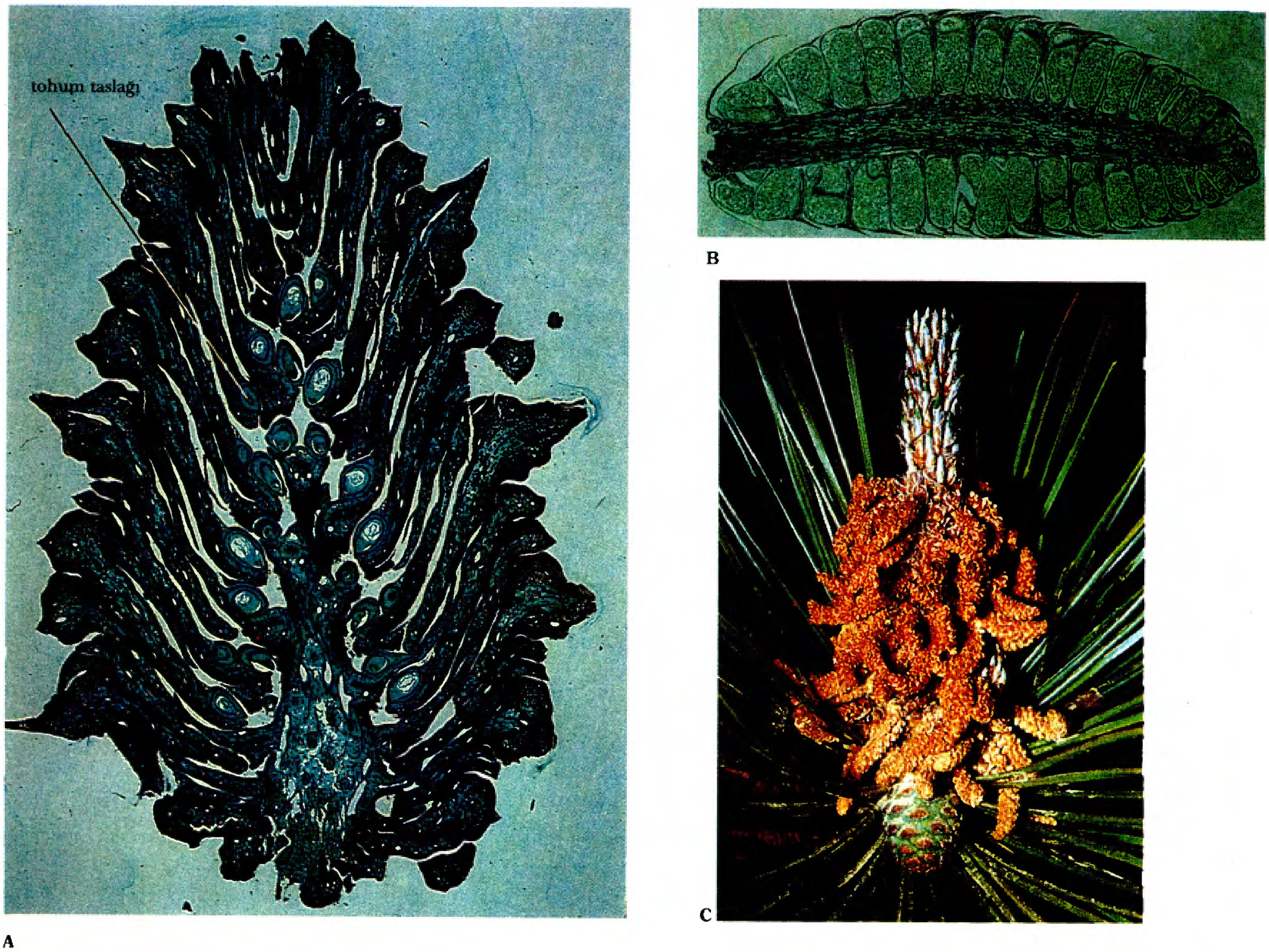
Şimdi tohumla üreme yöntemine örnek olarak bir çam ağacının yaşam döngüsünün bazı ayrıntılarını inceleyelim. Büyük çam ağacı, diployit sporofit evreyi oluşturur (Şekil 22.604 de 5. evre). Bu ağaç, iki farklı tipte olan ve ***kozalak*** olarak isimlendirilen yapıları oluştu-



22.56 İlkbaharda bir melez (larix) ağacının sürgünü
Yapraklar iğnemsidir. Yılın bu zamanında yeni dişi kozalaklar pembe renk alırlar.



22.57 Bir çam ibresinin enine kesiti
Steleyi kuşatan, belirgin endodermisin dış kısmında büyük reçine kanalları görülebilir.



22.58 Dişi ve erkek çam kozalaklarının kesitleri
(A) Dişi kozalak. Tohum taslakları, kaide yakınında sporofillerin yüzeyinde görülebilir.
(B) Erkek kozalak. Her bir sporofil (kozalak pulu), bir polen kesesine dönüşen büyük bir sporangiyum taşır.
(C) Dişi ve erkek kozalaklar birlikte ortaya çıkabilir. Bu resimin alt kısmında; tam üzerindeki erkek kozalak ile birlikte dişi bir kozalak ya da strobilus görülmektedir.

rur: sporangiyumların mayozla haployit megasporları oluşturduğu büyük dişi kozalaklar (2. evre) ve sporangiyumların mayozla haployit mikrosporları verdiği küçük erkek kozalaklar (Şekil 22.58). (Birbirinden farklılık gösteren erkek ve dişi sporların üretimi, –heterospori– hem gimnosperm hem de angiospermlerin olmak üzere tüm tohumlu bitkilerin ortak özelliğidir.) Her iki tip sporangiyum çok özelleşmiş yapraklar (sporofiller) tarafından oluşturulurlar.

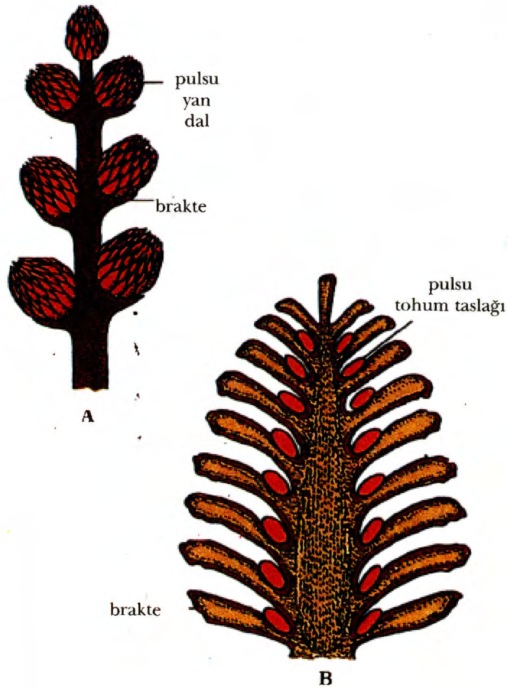
Bir dişi kozalağın her bir pulu üst (adaksiyal) yüzeylerinde iki sporangiyum taşır (Şekil 22.59A). Her bir sporangiyum, uç kısmında ***mikropil*** den adı verilen ve küçük bir açıklığı bulunan bir integümentle örtülmüştür (Şekil 22.59B). Sporangiyumun içinde mayoz bölünme ile dört haployit megaspor hücresi oluşur. Bunlardan üçü kısa bir süre sonra kaybolur. Daha sonra, geride kalan bir hücre ardışık mitoz bölünmelerle çok hücreli bir kütleyi, yani dişi gametofiti (megagametofit) oluşturur. Dişi gametofit olgunlukta, mikropilin de bulunduğu uçta iki ya da beş adet küçük arkegonyum oluşturur. Yu-

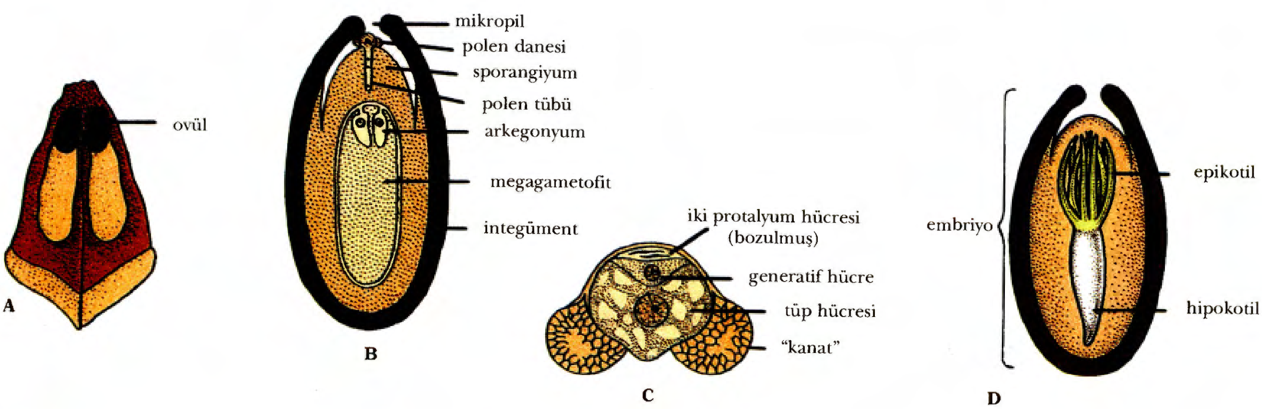
Ek Okuma

ÇAM KOZALAKLARININ EVRİMİ

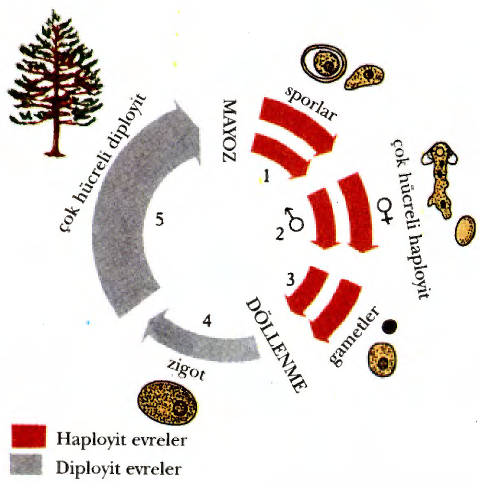
Erkek bir çam kozalağı, spiral, kozalak pul demetlerinden oluşur. Bunlar, kısa bir gövde kısmının üzerinde oldukça değişime uğramış olan üretken yapraklardır (sporofiller) (Şek 22.58B). Genel olarak, benzer tanımlamanın daha büyük olan dişi kozalak için de yapılabileceğinin düşünülmesine karşın, yeni elde edilen fosil kanıtlar bu varsayımın yeniden gözden geçirilmesini gerektirmektedir.

Açık olarak, en ilksel dişi kozalaklar, brakteler olarak isimlendirilen, değişikliğe uğramış ve üremeye katılmayan bir dizi yaprak taşıyan bir gövde parçasından meydana gelmiş bileşik bir yapıdan oluşmaktadır (Şekil A). Her bir braktenin gövdeye bağlandığı eksende, gövde, tomurcuğa benzeyen çok kısa bir yan dal şeklindeydi; bu yapının spiral olarak düzenlenmiş pulsu yapraklarından birkaç tanesi sparangiyumu oluşturmuştur – yani bunlar sporofil idiler. Evrim sürecinde, tüm cüce yanal dallar birbirine yaklaşmış ve her biri bir ya da üç sporofile indirgenmiştir. Bunlar, birkaç küçük steril yaprakla birleşerek tohum pulu olarak isimlendirilen tek bir bileşik yapıyı oluşturmuşlardır. Her bir tohum pulu da, kısmen, içinden eksenin geliştiği brakteyle birleşmiştir (Şekil B). Böylece, modern bir dişi kozalağın her bir "pulu", bir brakteden (değişime uğramış bir yaprak olan) ve bir tohum pulundan (birleşmiş sporofiller ve steril yapraklardan oluşan kısa bir daldan köken almıştır) oluşmuştur (Şek. 22. 58A).





22.59 Çamın tohum taslakları ve polen daneleri
(A) Dişi kozalak pulu. Her biri bir sporangiyum içeren iki tohum taslağı pulun kozalak eksenine bağlanma noktasının yakınında pulun yüzeyinde uzanır. (B) Poleni çimlenen bir tohum taslağının kesiti. (C) İkisi dejenere olmuş, dört hücreli polen danesi. (D) Gelişmekte olan embriyo.



22.60 Çamın yaşam döngüsü
Bildiğimiz ağaç, bitkinin sporofit (çok hücreli diployit) evresidir. Gametofitler (çok hücreli haployit) çok küçük olup, serbest olarak yaşayamazlar. Haployit evrelerin tümünde eşeyler ayrılmıştır.

murta hücreleri arkegoniyumda gelişir. Megasporların sporangiyumlardan hiç bir zaman serbest bırakılmadıkları ve ondan türevlenen dişi gametofitin, hâlâ kozalak puluna bağlı olan sporangiyumun içinde kaldığı unutulmamalıdır. İntegüment, sporangiyum ve dişi gametofit'ten oluşan bileşik yapı ***ovül*** olarak isimlendirilir.

Bir erkek kozalağın bir sporangiyumunda mayoz bölünmeyle oluşan bir çok mikrospordan her biri, bir ***polen dane***sini oluşturur. Polen, su kaybına oldukça dayanıklı olan kalın bir tabakanın yanı sıra, iki tarafında, rüzgarla yayılmayı kolaylaştıracak kanat benzeri yapılar geliştirir. Polen danesindeki haployit çekirdek birkaç kez mitoz bölünme geçirir ve her çekirdeğin etrafında bir çeper oluşur. Bu açıdan, polen danesi dört hücrelidir (Şekil 22.59C). Hücrelerden ikisi (protalyum hücreleri denir), bir süre sonra kaybolur; kalan iki hücre, jeneratif hücre ve tüp hücresi olarak isimlendirilir. Olgunlaşan polen hücreleri sporangiyumun patlaması sonucu çevreye dağılırlar. Tek bir erkek kozalak, rüzgar ile kilometrelerce uzağa taşınabilen milyonlarca küçük polen danesi oluşturur. Polen danelerinin çok hücreli haployit yapılar oldukları ve erkek gametofiti (mikrogametofit; Şek. 22.60'da 2. evre) oluşturdukları göz önünde tutulmalıdır.

Bir çam ağacının serbest bıraktığı milyonlarca polen danesinin büyük bir bütünü dişi kozalağa ulaşmayı başaramaz. Ancak, bir dişi kozalağın pullarının arasından geçebilen az sayıdaki polenden bazıları bir tohum taslağının açık, mikropil ucu yakınındaki yapışkan salgıya yerleşir. Bu salgı kurudukça, içindeki polen daneleri ile birlikte mikropilden içeriye çekilir. Daha sonra, mikropili kuşatan integumentin kolları şişerek açıklığı kapatır. Bir polen danesi, mikropilin hemen iç kısmındaki sporangiyumun ucu ile temas edince, dışa doğru tüpsü bir yapı oluşturur. Buna ***polen tüpü*** adı verilir. Önce tüp hücresinin çekirdeği, daha sonda da jeneratif çekirdek tüpün içine girer. Daha sonra, jeneratif hücre, verimsiz bir hücre ve bir spermatogen hücresi oluşturmak üzere bölünür. Bu kardeş hücrelerden ikincisi, tekrar bölünerek iki sperm hücresi oluşturur. Bunun sonucunda, çimlenmiş bir polen danesi, dört aktif çekirdek ve iki adet dejenere olmuş çekirdek içerir; altı çekirdekli bu durum, çamdaki erkek gametofitin çok hücrelilik yönünde geliştiğini gösterir.

Polen tübü sporangiyum dokusu içinde aşağı doğru uzayarak dişi gametofitin arkegoniyumlarından birine girer. Orada sperm hücrelerini boşaltır. Sperm hücrelerinden biri yumurta hücresini döller. Döllenme genellikle tozlaşmadan yaklaşık bir yıl sonra gerçekleşir. Daha sonra, oluşan zigot (4. evre) bir hipokotil ve bir epikotilden oluşan küçük bir embriyo oluşturmak üzere mitoz geçirir (Şekil 22.59D). Kendisi sporangiyum içinde bulunan embriyo o sırada dişi gametofitte tutulur. Sonuçta, tohum taslağının tümü üç ana bileşenden oluşan bir ***tohum*** halinde kozalaktan ayrılır: yaşlı integümentten koken alan bir tohum kabuğu, dişi gametofit dokusundan köken alan depo besin maddesi ve embriyo.[9]

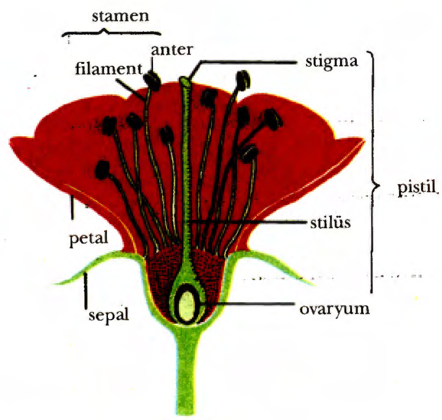
Fosil kanıtlara göre, gimnospermler eğreltilerden kö-

[8] Bir tohum taslağı birden fazla arkegoniyum içerdiğinden, bir kaç embriyo gelişmeye başlayabilir; ancak, genellikle yalnızca biri gelişmesini tamamlar.

[9] Bir kural olarak, sporongiyum (ya da genel olarak, botanikçilerin tohum taslağındaki sporangiyumu isimlendirdikleri gibi nusellus) sonuçta parçalanır ve tohumda yer almaz; ancak genellikle, bazı türlerde tohum kabuğunun iç tabakaları şeklinde korunabilir.

kenlenmemişlerdir, almamışlardır; bu iki grubun, olasılıkla çok önce ortadan kalkmış progimnospermler gibi atasal bir gruptan bağımsız olarak köken aldıkları sanılmaktadır. Bununla birlikte, günümüzde gimnospremler çok daha baskın olduklarından, tipik bir eğreltininkine göre çamın yaşam döngüsündeki gelişmişlikleri özetlemek aydınlatıcı olacaktır.

1. Sporofiller daha fazla değişme uğramışlardır ve daha az yapraksıdırlar.
2. İki tip spor oluşturan iki tip sporangiyum bulunur–mikrosporlar (erkek) ve megasporlar (dişi).
3. İki farklı tip spordan iki çeşit gametofit oluşur– yani, eşeyler, gametofit evrede ayrılırlar.
4. Gametofitler eğrelti gametofitlerinden çok daha fazla indirgenmiştir; klorofilsizdirler ve serbest yaşayamazlar. Erkek bir gametofit, altı çekirdekli bir polen danesi ve tüpten oluşur. Dişi bir gametofit ise yalnızca haployit bir doku kütlesidir. Gametofit sporangiyumda kalır ve onun üzerinde parazit olarak yaşar.
5. Genellikle, kamçılı sperm hücreleri yoktur[10].
6. Genç embriyo bir tohum içinde bulunur.



22.61 Bir çiçeğin başlıca kısımları

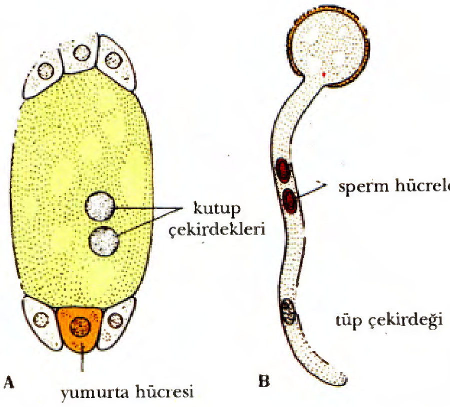
Angiospermler (kapalı tohumlular) Angiospermlerin ilk temsilcileri Kretase'nin başlarınca ortaya çıkmıştır. Kretase'nin sonlarına doğru çok geniş bir yayılış gösteren bu grup, Senozoyikte baskın kara florası haline gelmiştir. Baskınlığını günümüzde de sürdürmektedir.

Gimnospermlerin üreme yapılarının kozalaklardan (ya da benzer yapılar) oluştuğunu ve sonradan tohuma dönüşen tohum taslaklarının kozalak pullarının yüzeylerinde çıplak olarak oluştuklarını görmüştük. Bunun aksine, angiospermlerde üreme yapılarını çiçekler oluşturur. Tohum taslakları karpel adı verilen ve değişime uğramış yapraklar tarafından kuşatılmıştır.

Genel olarak bir çiçek, değişime uğramış yapraklar taşıyan kısa bir gövde olarak yorumlanmaktadır. Tipik bir çiçeğin değişime uğramış yaprakları (Şekil 22.61), çiçek sapının genişlemiş ucunda (reseptakulum) dört halka halinde bulunur: (1) ***Sepal***ler tomurcuk halinde iken çiçeğin diğer kısımlarını örterek onları korurlar. Bunlar genellikle küçük, yeşil ve yapraksıdır; ancak, bazı türlerde büyük ve gözalıcı renklidirler. Sepallerin tümüne birden ***kaliks*** denir. (2) Sepallerin iç kısmında, birlikte, korollayı oluşturan petaller bulunur. Kaliks ve korolla, birlikte, ***periant*** oluştururlar. Böceklerle, kuşlarla ve diğer hayvanlarla tozlaşan bitkilerin çiçeklerinde petaller genellikle gösterişli renklidir; ancak rüzgarla tozlaşan bitkilerde, genellikle küçüktür ya da hatta kaybolmuştur. (3) Korollanın oluşturduğu halkanın hemen iç kısmında erkek üreme organlarını oluşturan stamenler bulunur. — yani bunlar mikrosporları oluşturan sporofillerdir[11]. Her bir stamen, ***filament*** adı verilen bir sap ve ***anter*** olarak isimlendirilen ve de uç kısmında polen oluşturan oval bir yapıdan oluşur.(4)

[10] Ginkgolar ve sikaslar gibi ilkel gimnospermlerin polen tüpleri, kamçılı sperm hücreleri oluştururlar; ancak bunların yumurta hücresine ulaşmak için polen tüpünün sitoplazması içinde yüzmeleri gereken mesafe çok kısadır.

[11] Stamenlerin ve karpellerin birbirinden bağımsız yapraklardan geliştiği tümüyle kesin değildir. Bazı araştırıcılar, bunların, bir brakte yaprağı ve kısa bir üretken gövdenin birleşmesinden oluşmuş bileşik bir yapı olduğunu düşünmektedirler. İster bu araştırıcılar, isterse daha eski ve daha kabul gören görüş doğru olsun, stamenler ve karpeller bir hayli değişikliğe uğramış birbirinden bağımsız yapraklardır.



22.62 Bir angiospermin gametofitleri
(A) Yedi hücreden oluşan dişi gametofit (embriyo kesesi). Diğerlerinden daha büyük olan hücrelerden biri iki kutup çekirdeği taşır. (B) Erkek gametofit (polen danesi ve tüpü)



22.63 Bir zambak anterinde polen kesesi
Polen kesesi (bir sporangiyumdan köken alır) açılınca, içinde bulunan çok sayıdaki polen danesi serbest kalır.

çiçeğin merkezinde dişi üreme organı olan ***pistil*** (bazı türlerde her çiçekte birden fazla pistil bulunur) yer alır. Her bir pistil, kaide kısmında bir ***ovaryum,*** ovaryumdan çıkan ve ***stilüs*** denen ince bir sap (bazı türlerde birden fazla) ve stigma olarak isimlendirilen genişlemiş bir uçtan oluşur. Pistil, çiçekte karpelleri oluşturan bir ya da daha fazla sporofilden kökenlenir[12]. Çiçek organlarının dördüne birden –sepaller, petaller, stamenler ve pistiller– sahip olan çiçeklere tam çiçekler, bunlardan biri ya da daha fazlasının bulunmadığı çiçeklere de, eksik çiçekler denir[13].

Ovaryumun içinde, ovaryumun çeperine kısa saplarla bağlanmış ve tohum taslakları olarak isimlendirilen, bir ya da birden fazla (herbir karpel için en az bir) sporangiyum bulunur. Her bir tohum taslağında mayoz bölünme ile dört haployit megaspor oluşur. Bunlardan üçü kısa bir süre sonra kaybolur. Daha sonra, geri kalan tek magaspor birçok defa mitoz geçirerek yedi hücreden oluşmuş bir yapı oluşturur. Bunlar arasında, diğerlerinden çok daha büyük ve iki çekirdekli olanına ***kutup çekirdeği*** denir (Şekil 22.62A). Yedi hücre ve sekiz çekirdekten oluşan bu haployit yapı, çok indirgenmiş bir dişi gametofittir (genellikle embriyo kesesi olarak isimlendirilir)[14]. Mikropilin bulunduğu uca yakın bölgede yerleşmiş hücrelerden biri, yumurta hücresi olarak görev yapar.

Her bir anterde dört sporangiyum bulunur. Bunların her birinde çok sayıda hücre mayoz geçirerek çok sayıda haployit mikrospor üretir. Her bir mikrosporun çeper kalınlaşır ve çekirdek, mitoz bölünme ile bir adet jeneratif çekirdek ve bir adet tüp çekirdeği oluşturur. Oluşan kalın çeperli ve iki çekirdekli yapı bir polen danesini –bir erkek gametofit– oluşturur. Olgun sporangiyum kenarlardan yırtılınca (Şekil 22.63) polen danesi, anter tarafından serbest bırakılır.

Bir polen danesi, bir pistilin genellikle pütürlü ve yapışkan olan stigması üzerine düştüğünde (ya da biriktiğinde) orada çimlenir. Bunun sonucu, bir polen tüpü büyümeye başlar ve polen danesinin iki çekirdeği tüpe girer. Generatif çekirdek (bir plazma zarı ile çevrili olan ve bu nedenle, gerçekte sitoplazması bulunmasa bile teknik olarak bir hücre olan) bölünerek iki sperm hücresi oluşturur (Şekil 22.62B).[15] Polen tübü, stigma ve stilüs dokularının içerisinde ilerleyerek ovaryuma girer (Şekil 22.64). Polen tüpü tohum taslağına ulaşınca mikropile girer ve daha sonra iki sperm çekirdeğini dişi gametofitin (embriyo kesesi) içine boşaltır. Sperm hücrelerinden biri yumurta hücresini dölleyerek zigotu oluşturur. Oluşan zigot sporofit bir embriyoya dönüşür. Döllenme oluşuncaya kadar dişi gametofitte-

[12] Basit bir pistil, tek bir sporofil ya da karpelden oluşur. Birleşik bir pistil ise bir kaç karpelin birleşmesinden oluşmuştur.

[13] Mısır, söğüt, meşe ve ceviz gibi bazı türlerde stamenler ve pistiller farklı çiçeklerde bulunurlar. Üreme organlarından yalnızca birine sahip olan bu tip çiçekler, eksik çiçekler olarak isimlendirilirler. Hem stamenlere hem de pistillere sahip olan çiçeklere ise tam çiçekler denir.

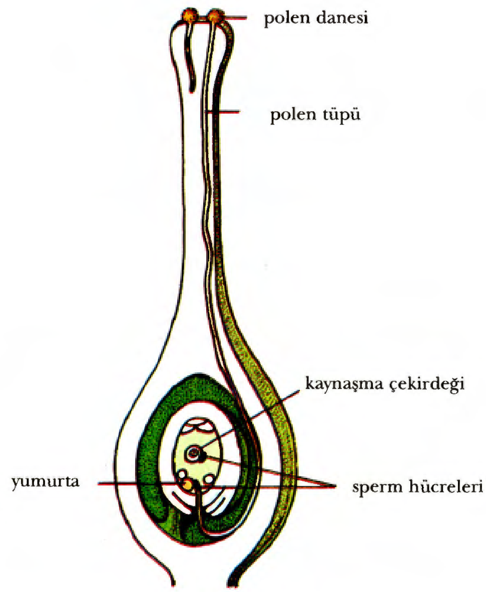
[14] Bazı türlerin embriyo kesesinde sekizden fazla çekirdek, az sayıdaki türde ise sekizden daha az çekirdek bulunur. Bunun ötesinde, bazı türlerde sitokinez görülmez ve çekirdeklerin tümü aynı sitoplazma kütlesi içinde bulunur. Bununla birlikte, burada tanımlanan yedi hücre ve sekiz çekirdekli embriyo kesesi en yaygın olanıdır.

[15] Türlerin çoğunda, polen danesi iki çekirdekli iken serbest bırakılır ve çimlenme oluşuncaya kadar generatif çekirdekte bölünme gerçekleşmez; bununla birlikte, bazı türlerde bu bölünme daha erken gerçekleşir ve polen daneleri anterlerden üç çekirdekli olarak serbest bırakılır.

ki iki kutup hücresi birleşerek diployit bir ***kaynaşmış çekirdek*** meydana getirir. Sperm hücrelerinden ikincisi bununla birleşerek triployit çekirdek oluşturur. Bu çekirdek bir dizi bölünme geçirerek ***endosperm*** adı verilen triployit bir doku oluşturur. Endosperm, embriyo için bir besin kaynağı olarak iş görür.

Döllenmeden sonra, çamda olduğu gibi, tohum taslağı olgunlaşarak, tohum kabuğu, besi doku ve embriyodan oluşan bir tohuma dönüşür. Ovaryumla kuşatılmış olması nedeniyle angiosperm tohumu, çam tohumundan farklılık gösterir. Ovaryum, çoğunlukla boyutlarını büyük ölçüde arttırarak meyveye dönüşür. Bazen, reseptakulum (çiçek tablası) gibi ovaryumla ilişkili yapılar da meyveye katılırlar. Olgun meyve, bezelyelerdeki gibi (baklanın meyveye oluşturduğu) açılarak tohumları saçar. Ya da, domatesler, balkabağı, elmalar, şeftaliler ve palamutta olduğu gibi, olgun meyva tohumlar onun içinden bitkiden ayrılabilir. Meyva, tohumları, tamamen olgunlaşıncaya değin gelişmelerinin erken dönemlerinde yalnızca kurumalarını önlemekle kalmayıp çeşitli şekillerde dağılmalarını da sağlar -örneğin, rüzgarla- (Şek. 22.65); meyvenin cezbettiği bir hayvan meyveyi, başka yerlere taşır ya da hem meyveyi hem de tohumlu yer ve daha sonra tohumları zarar görmeksizin dışkısıyla serbest bırakır.

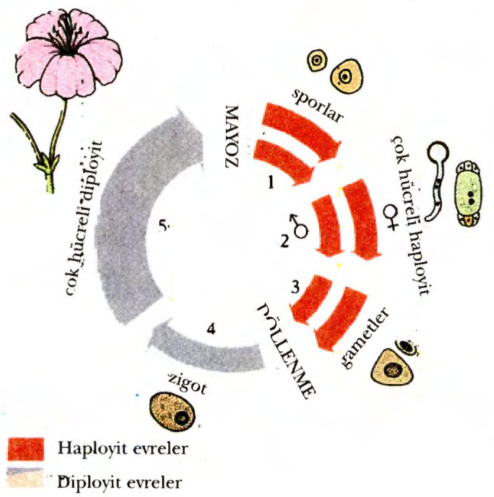
Angiospermlerin (kapalı tohumlular) yaşam döngüsünde, gimnospermlerinkinden (açık tohumlular) farklılık gösteren başlıca özellikler aşağıdaki şekilde özetlenebilir:



22.64 Bir angiospermin döllenmesi
Polen danesi stigma üzerine gelir ve stilüsten aşağı doğru büyüyen polen tüpünü oluşturur. Burada gösterilen polen tüplerinden biri, yumurtalık içindeki tohum taslağına ulaşmış ve spermini onun içine boşaltmıştır. Spermlerden biri yumurta hücresini dölleyecek, diğeri ise endospermi verecek olan triployit bir çekirdek oluşturmak üzere diployit kutup çekirdeği (iki kutup çekirdeğinden türemiş olan) ile birleşecektir.



22.65 *Asclepias* bitkisinin tohum kılıfı
Bir meyveyi oluşturan *Asclepias*'ın tohum gömleği, birçok tohum taşır. Tohumların her biri, yelken gibi iş gören iplikçik gruplarına bağlanmıştır.



22.66 Angiospermlerin yaşam döngüsü
Olgun diployit bitki gametleri üretir - etrafa saçılan polenler ve ovaryumda tutulan yumurtalar. Döllenmeden sonra yeni bir bitkiyi verecek olan bir tohum üretilir.

1. Üreme organları kozalakların yerine çiçeklerden oluşur. Çiçeklerin sporofilleri (stamenler ve pistiller), kozalaklarınkinden daha az yapraksıdır.
2. Tohum taslakları, kozalak pullarının üst yüzeylerine yerleşmeyip dişi sporofilin dokuları içine gömülmüştür.
3. Gametofitler, gimnospermlerinkinden daha fazla indirgenmiştir. Erkek gametofitte (polen danesi ve tüpü) yalnızca üç çekirdek bulunur. Dişi gametofit ise genellikle sekiz çekirdeklidir.
4. Tozlaşma sırasında polen daneleri, gimnospermlerdeki gibi tohum taslağı açıklığının yakınında değil, stigma üzerinde birikir. Bu nedenle, angiospermlerde polen tüpü daha fazla büyümek zorundadır.
5. Angiospermlerde "çift döllenme" görülür. Spermlerden biri yumurta hücresini döllerken, diğeri triployit çekirdeği oluşturmak üzere kutup çekirdekleri ile birleşir[16]. Gimnospermlerde yalnızca tek döllenme görülür. Spermlerden biri yumurta hücresini döller, diğeri ise kısa sürede yok olur. Gimnospermlerin tohumunda biriken besin, dişi gametofitin haployit dokusunu oluşturur. Dolayısıyla, gelişimsel olarak, angiospermlerin triployit endosperminden kesin farklılık gösterir.
6. Angiospermlerin tohumları, ovaryumlardan ve ilişkili yapılardan gelişen meyveler tarafından kuşatılmıştır; gimnospermlerde ise meyve yoktur.

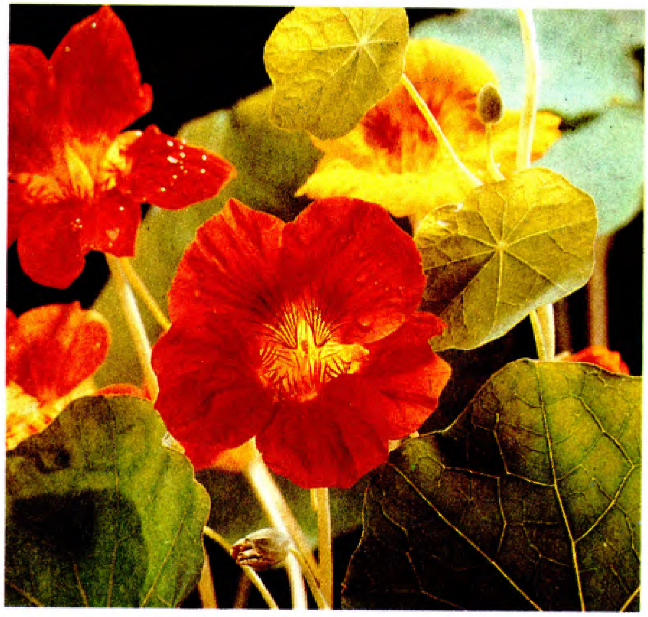
Angiospermler, gimnospermlerden yalnızca üreme organlarında değil, diğer yapılar açısından da farklılık gösterirler. Örneğin, angiosperm ksilemlerinde çoğunlukla trakeler bulunduğu halde, bunlara gimnospermlerde nadiren rastlanır.

Stilisun aşırı ölçüde uzun olması, polen danesinin, kendi büyümesini desteklemek için stiluğun içindeki birikmiş besinleri kullanmasını gerektirir. Bu olay, polendeki genleri ciddi bir sınava sokar; bazı hesaplamalara göre, danede bulunan 40.000 genden yaklaşık yarısı bu büyüme sırasında, aktifleşmektedir. Polen haployit bir gamet olduğundan, metabolizma ve sentezden sorumlu bu genlerin temel birimleri arasından herhangi bir kusurlu üye doğrudan ifade olacaktır. Sonuçta, bir çok mutant allel oluşabilir. Böcekle tozlaşan bitkilerde etkiler daha aşırı olabilir. Gündüzleri, rüzgarla bir kaç polen danesi ulaşırken, bir arı ya da başka bir tozlastırıcı beraberinde binlerce polen taşır. Bunun sonucunda, hem genomun canlılığı sınanır, hem de uzun stilüse ulaşmak için polen daneleri arasında bir yarış başlar. Hızlı ve etkin bir şekilde büyümek için yalnızca ilk ulaşanlar, stilüsün sağladığı kaynakları kullanabilme yönünde üstünlük sağlayarak az sayıdaki yumurtayı döllemeyi başarırlar. Bu nedenle, böyle bitkilerde seçilim, potansiyel olarak çok daha şiddetlidir.

Angiospermler genel olarak iki alt sınıfa ayrılırlar; çift ya da iki çenekliler ***(dikotiller)*** ve tek çenekliler ***(monokotiller)***. Çiftçenekliler, meşeleri, elmaları, karaağaçları, söğütleri, gülleri, fasülyeleri, yoncaları, dometesleri, yıldız çiçeklerini ve karahindibaları kapsar. Tek çenekliler ise, çimleri, mısırı, buğdayı, çavdarı, soğanları, nergisleri,

[16] Bazı angiospermlerde, -örneğin zambaklarda- endosperm pentaployittir (5n).





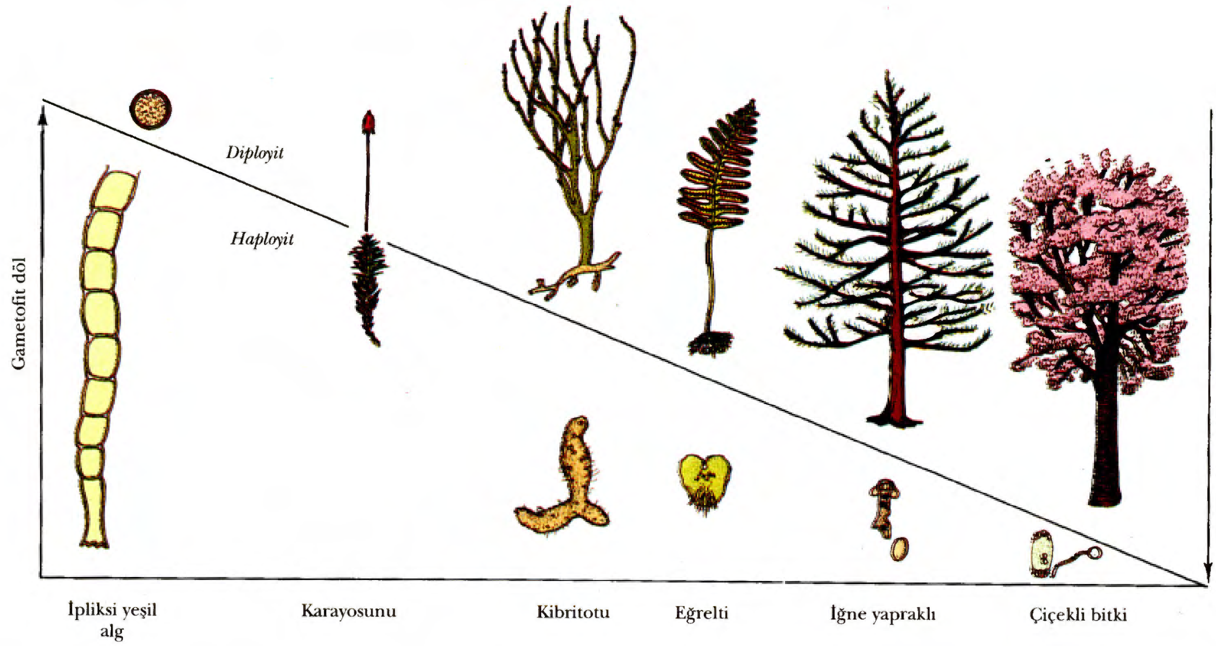
22.67 Tek ve çiftçenekli bitkilerin çiçeklerinin karşılaştırılması
Sol: Bir çenekli bir bitki olan trilyumda, çiçeğin ana parçaları üçlüdür.
Üst: Bir çiftçenekli latin çiçeğinde ise çiçek parçaları beşlidir.

zambakları, süsenleri ve palmiyeleri kapsar. Tahılların çoğu ve ilkbaharda çiçek açan soğanlı bitkiler de bir çeneklidirler. Bu iki grup arasında temel farklılıklar vardır:

1. Çift ya da iki çeneklilerde embriyo, iki embriyonik yaprağa -kotiledon- sahiptir, halbuki, tek çeneklilerde bir çenek bulunur.
2. Çiftçenekliler genellikle farklı iklimlere sahip bölgelerde halkaların oluşmasını sağlayan demet kambiyumuna sahiptirler ve ikincil büyüme gösterirler tek çeneklilerde bu görülmez.
3. Çiftçenekli genç bitkilerin gövdelerinde iletim dokusu, ya bir halka şeklinde düzenlenmiş ya da tüpsü bir iletim silindiri oluşturmak üzere birleşmiştir; tek çeneklilerde ise, dağınık iletim demetler daha fazladır.
4. Çiftçeneklilerin yaprakları genellikle ağsı damarlı, tek çeneklilerin yaprakları ise paralel damarlıdır.
5. Çiftçenekli bitkilerin yaprakları genellikle saplı, tek çeneklilerin yaprakları ise sapsızdır. Tek çeneklilerde yaprak (mısırdaki gibi) gövdeyi sararak çıkar.
6. Çiftçeneklilerin çiçek kısımları, genellikle dört ya da beş ya da bunların katları (örneğin, dört sepal, dört petal, dört stamen); tek çeneklilerinki ise üç ya da üçün katları şeklindedir (Şekil 22.67).

ÖZET OLARAK EVRİMSEL EĞİLİMLER

Çeşitli bitki gruplarında bazı evrimsel eğilimleri ve gelişmeleri özetleyelim. Ana eğilimlerden biri, gametofitin boyut ve öneminin göre-



22.68 Örnek bitki gruplarında gametofit baskınlığından sporofit baskınlığına geçiş
Gametofitin büyüklük ve önemi göreceli olarak azalırken, sporofitin boyut ve önemi artmaktadır. İpliksi yeşil algler ile yosunlarda, gametofit evre baskın, sporofit evre ise çok indirgenmiştir. Sunulan diğer bitki gruplarında sporofit baskın hale geçerken, gametofit giderek küçülmektedir. Kibritotları büyük bir toprak altı gametofitine, eğreltiler ise küçük, ancak serbest yaşayabilen (fotosentetik) gametofite, kozalaklılar ve çiçekli bitkiler ise, her ikiside sporofitlere bağlı, küçük dişi gametofitlere ve erkek polen danelerine sahiptirler. Organizmalar büyüklükleri ile orantılı olarak çizilmemiştir.

celi olarak azalmasıdır (Şekil 22.68). Boyutun azalması ile birlikte bağımsızlıkta da göreceli bir azalma görülür. Ayrıca, sporofit giderek büyür ve daha bağımsız hale gelir. Gördüğümüz gibi, bu, daha uzun bir yaşama döngüsüne ve yapısal karmaşıklığın artışına bir uyumdur.

Yüksek bitkilerde ortaya çıkan evrimsel eğilimlerden bir diğeri, homosporluluktan heterosporluluğa geçilmesidir. İlkel iletim demetli bitkiler tek bir spor oluşturduklarından büyük ölçüde homosporiktirler. Bu sporlar, hem arkegoniyum hem de anteridyum içeren gametofitleri oluştururlar. Bununla birlikte, daha gelişmiş iletim demetli bitkiler, mikrospor ve megaspor olmak üzere iki tip spor oluşturmaları nedeniyle heterosporiktirler. Mikrosporlar erkek gametofitleri megasporlar ise dişi gametofitleri oluşturur. Bunlarda eşey, gametofit generasyonunda ayrım gösterir.

Evrimsel ilerlemelerin bir çoğuna kara yaşamına uyumlar olarak bakılabilir. İlkel iletim demetli bitkilerde iletim dokusunun evrimi, bu bitkilerin daha fazla büyüyebilmelerini ve daha kurak ortamlarda yaşayabilmelerini sağlamıştır. Bununla birlikte, bu değişim, sucul ortama bağımlılıklarını tümüyle ortadan kaldırmamıştır. Üreme için yine de suya gereksinim duymuşlardır. Bu sorunu, angiospermler ve gimnospermler, polen ve tohumun evrimiyle çözmüşlerdir. Polen danesinin gelişmesi döllenme için dış ortamdaki suya gereksinimi ortadan kaldırmıştır. Koruyucu kabuğu ve depolanmış besini bulunan tohum, embriyoyu korumuş ve uygunsuz koşullara karşı koymasını sağlamıştır. Tohumla üreme yönteminin geliştirilmesinin günümüz tohumlu bitkilerinin baskınlığının olası nedeni olduğu düşünülmektedir

ÇALIŞMA SORULARI

1. Oogami, hayvanlar ve yüksek bitkiler arasında hemen hemen evrenseldir. Çok hücreli bir organizma için en azından belirli habitatlarda ya da yaşam döngüsünün belirli noktasında, anormal ölçüde büyük gametler üretmesi üremeye hangi yararı sağlayabilirdi. Alışılagelmişin dışında küçük gamet oluşturmanın yararı ne olabilirdi? Eğer, her iki durum da, populasyon için yarar sağlıyor ise orta büyüklükte gamet oluşturmanın da bir yararı olabilir mi? Küçükle küçük, ya da büyükle büyük gametlerin birleşmesine karşı herhangi bir seçilim olabilir mi? (s. 605-6, 612-13)
2. Mutasyon ve iklimsel değişikliğin yanı sıra, yüksek bitkilerin nispeten uzun yaşadıkları süre içerisinde karşı karşıya kaldıkları diğer bir risk mantar enfeksiyonudur. Tahıl bitkilerine saldıran mantarların ırka özgü oldukları göz önüne alınırsa, sporofitin dominantlığı ile ilgili ek okumada (s. 628) ana hatları verilen diployidi için uzun generasyon tartışması, hastalıkları ve parazitleri içine alacak şekilde genişletilebilir mi? Büyük olmanın genel yararı ve seçilimin uzun yaşama süresini kaçınılmaz olarak uygunlaştırdığı göz önüne alınırsa, bu tür bir tehlikeye karşı koymak için ne tür savunma uyumlarının (genetiksel ya da yaşam geçmişi düzeyinde) ortaya çıkabilir? (s. 628)
3. Angiospermlerde, polen tüpünün stilus içinden geçerken karşılaştığı zorluklarla, eğreltilerde ve ilksel bitkilerde erkek gametofitinin yüzyüze kaldığı zorluklar ve hangi ölçüde karşılaştırılabilir? Angiospermlerin dişi gametofiti, evrimsel olarak daha eski benzerlerine göre az seçilim baskısına daha azmı masum kalmaktadır? (s. 626,636-38).
4. Böceklerle tozlaşan angiospermlerde, bitkiler, stilüsü kendileri için daha az seçici üreme yapmada kullanabilirler mi? Bunlar böyle bir potansiyeli nasıl kullanabilmişlerdir (s.638).

BÖLÜM İLE İLGİLİ KAVRAMLAR

- Chromistanın eşsiz özellikleri
- Kahverengi alglerin üreme stratejileri
  - Heterogamiye (ve oogami) karşı isogami
  - Döl almaşları
- Kırmızı alglerin eşsiz özellikleri
- Yeşil alglerin eşsiz özellikleri
- Yeşil alglerin alternatif üreme stratejileri
  - Çok hücrelilik ve farklılaşmayı sağlayan evrimsel eğilimler
  - Oogamiye neden olan evrimsel eğilimler
- Kara bitkilerinin evrimleşmesindeki sorunlar
- İlksel damarlı bitkilerin eşsiz özellikleri ve üreme stratejileri
  - Kara yosunları
  - Kibritotları
  - Eğreltiler
- Sporofit baskınlığına karşı gametofitler
  - Evrimsel eğilimler
  - Evrimsel mantık
- Yüksek bitkilerin dokuları
  - Sürekli dokuya karşı meristem
  - Örtü dokuların tipleri ve işlevleri
  - Temel dokuların tipleri ve işlevleri
  - İletim dokularının tipleri ve işlevleri
- Bitki organları
- Gimnospermler
  - Tipik özellikleri
  - Üreme stratejisi
- Angiospermler
  - Tipik özellikleri
  - Çiçekli angiospermlerin üreme stratejileri
  - Dikotiller ve monokotillerin karşılaştırılması

ÖNERİLEN KAYNAKLAR

Banks, H. P., 1970. *Evolution and Plants of the Past.* Wadsworth, Belmont, Calif. *Excellent short book on fossil plants, with special emphasis on the evolutionary relationships of the tracheophyte groups.*

BOLD, H. C., and M. J. WYNNE, 1985. *Introduction to the Algae*, 2nd ed. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, N.J. *Thorough, rather technical treatment of all the algal groups.*

GRANT, V., 1951. The fertilization of flowers, *Scientific American* 184 (6). (Offprint 12) *The special adaptations of flowers that help ensure their pollination.*

JENSEN, W. A., and F. B. SALISBURY, 1984. *Botany: An Ecological Approach*, 2nd ed. Wadsworth, Belmont, Calif. *Very readable general text written from an evolutionary and ecological point of view.*

NIKLAS, K. J., 1989. The cellular mechanics of plants, *American Scientist* 77, 344–349. *On how land plants support themselves against the force of gravity.*

RAVEN, P. H., R. F. EVERT, and S. E. EICHHORN, 1992. *Biology of Plants*, 5th ed. Worth, New York. *A well-written broad coverage of botanical science.*

MANTARLAR

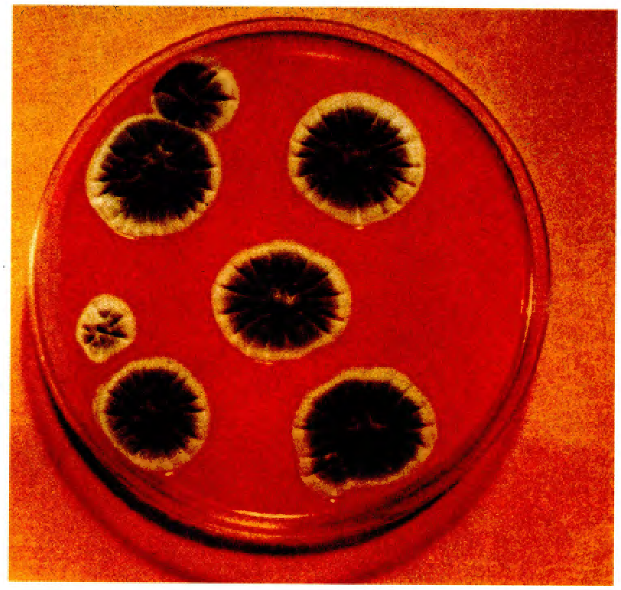


ural olarak, mantarlar çok hücreli, ökaryotik canlılardır. Ancak bunlardaki çok hücrelilik bitki ve hayvanlardaki çok hücrelilikten farklıdır. Mantarlarda bitki ve hayvanlarda görülen çekirdekli ya da hücreler genel olarak ya bulunmaz ya da kısmen bulunur. Ayrıca her bölme, çoğunlukla birden fazla çekirdeğe sahiptir. Bu nedenle, mantarlar için "çok hücrelilik" yerine "çok çekirdeklilik" daha geçerli bir tanımdır. Hücreler daha çok dallanmış iplikler halinde olup, bunlara ***hif*** ya da ***misel*** denir. Hifler biraraya gelerek ***miselyum***'u oluştururlar. Hücre çeperinin ana bileşeni (birkaç hücrede az miktarda bulunsada) selüloz değil, azot içeren bir polisak kasit türevi olan kitindir. Aynı zamanda kitin eklembacaklıların dış iskeletinde de bulunur (kitin ve selüloz 56. Şek.3.10 da karşılaştırılmıştır).

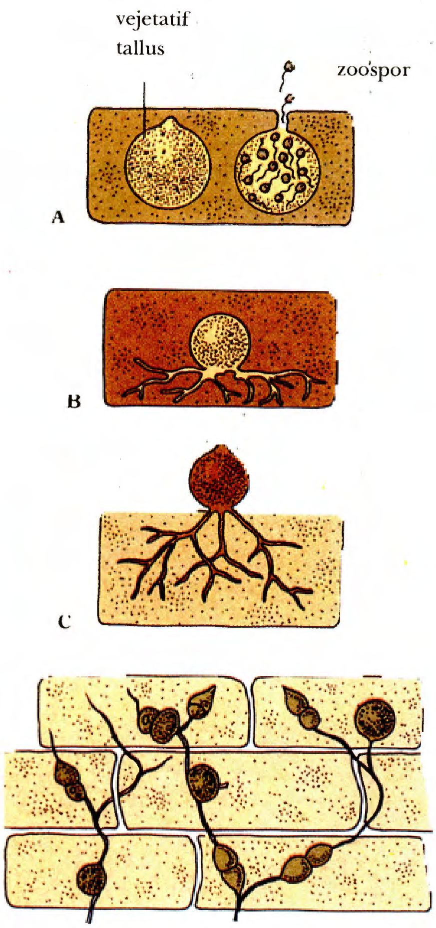
Bir kısmı predatör (parçalayıcı Şek. 27.7) olsada mantarlar, parazit ya da saprofittirler. Saprofit mantarların çoğu, besinlerini oluşturan materyalin üzerine sindirim enzimleri salgılarlar ve hücre dışı sindirim ürünlerini kök tüylerine benzeyen rizoyit ya da haustorium denen yapılar ile absorbe ederler. Parazitik mantarlar hücre dışı sindirim yapabilir ya da üzerinde yaşadıkları canlı tarafından oluşturulan besinleri doğrudan absorbe edebilirler.

Bazı mantarlar, insanlar dahil, hayvanların üzerinde ya da içlerinde parazittir; mantarlar, atlet ayağı dahil, birçok cilt hastalığına neden olmaktadır. *Pneumocystis carinii*'nin neden olduğu zatürre dahil, akciğerde de mantar hastalıkları görülür. Mayalara akraba olan *P. carinii* AİDS kurbanlarına bulaşan en yaygın hastalıktır. Diğer mantarlar bikiler üzerinde parazitiktir ve bunlardan bazıları tarım bitkilerine saldırarak, her yıl, yüz milyonlarca dolarlık zarara neden olurlar.

Rastık, mahmuz ve yanık en ciddi sorun oluşturan hastalıklardır



23.1 Bir petri kabindeki kültür ortamında yetişen yedi *Penicillum chrysogenum*' u kolonisi
Yaklaşık dünyanın her yerinde, penisilin, ilaç laboratuvarlarında bu mantardan üretilmektedir.



23.2 *Chytrids*'te çeşitli tallus şekilleri
(A) Bazı türler tümüyle konak hücre içerisinde yerleşmiş kese şeklinde vücuda sahiptir. Kamçılı zoosporlar üretilince, konak hücrenin zarında dışa doğru bir tüp büyür. Tüp, çepere ulaşınca ucu açılır ve serbest kalan zoosporlar çevreye yayılır. (B) Tümüyle kendilerine ait konak içerisinde yaşayan diğer türler besin absoiblamak için kök benzeri rizoyitlere sahiptirler. (C) Tallusun ana kısmı hücre dışında olan başka türlerde ise besin almak için hücre içine rizoyitler gönderilir. (D) Bazı türler, dallanmış çok hücreli yapıda olup, bunlar, aynı anda çok sayıda hücreye ipliksi yapılarını uzatarak onlardan besin sömürürler.

Bazı mantarlar ekmek, meyva, sebze ve diğer yiyecek maddelerinin çürümesine, diğer bazıları ise deri eşya, kağıt, kullanılmayan ve kullanılan eşya ve diğer değerli maddelerde önemli hasarlara neden olurlar.

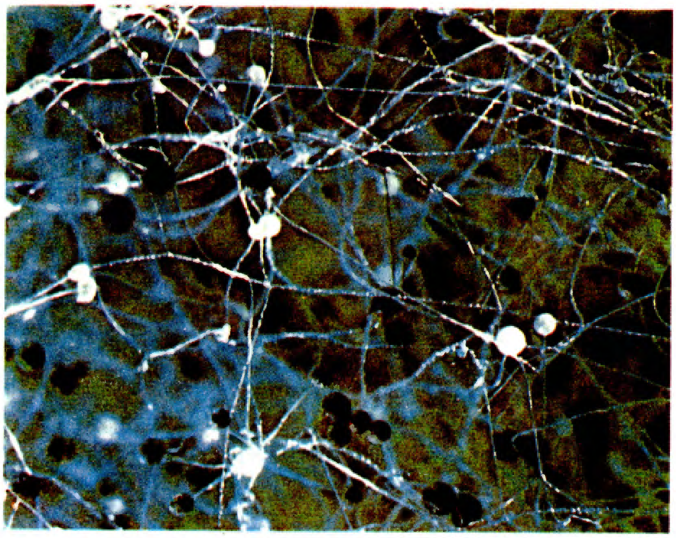
Çok sayıda patojenik ya da zararlı mantarların yanısıra, yararlı mantar türlerinin sayısı da çok fazladır. Örneğin, çoğu bitki köklerinde simbiyotik mantarlar mevcuttur; bunlar hiflerini toprak partiküllerine uzatarak bitkilerin topraktan su ve inorganik madde, özellikle de fosfor alma yeteneklerini önemli ölçüde artırırlar. Bitki kökleri ve mantarlar arasındaki bu birliğe ***mikorhiza*** denir. Mayalar, alkollü maddelerin elde edilmesinde ve ekmek hamurunun kabarmasında yaygın olarak kullanılmaktadır. Bir antibiyotik olan penisilin bir mantardan elde edilir (Şek. 23.1). Hatta çavdar mahmuzu denen zararlı bir mantardan baş ağrısında kullanılan bir ilaç yapıldığı için bu mantar yararlı da sayılabilir. Mantarlar bir çok peynirin üretiminde önem taşır; belirli mantarlar ise çok pahalı besinlerdir. Bakteriler, mantarlarla birlikte, ölü organik maddeleri parçalayıp, bunların hızla toprağa karışmalarını sağlayarak yeryüzünün yaşanmaz hale gelmesini önlerler.

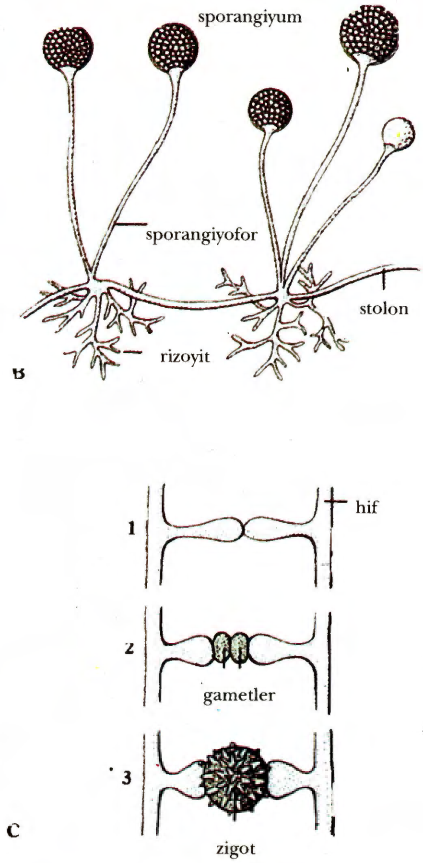
Mantarlarda üreme eşeyli ve eşeysiz olabilir. Her iki üremede de haployit evre genellikle baskındır. Eşeysel üremede görülen farklılıklar, şu an kabul gören beş gerçek mantar divizyosunun birbirinden ayrılmasında özellikle önemlidir.[1]

CHYTRIDIOMYCOTA VE HYPHOCHYTRIDIOMYCOTA

Her iki gurup, çok hücrelilerdeki gibi karmaşık bir yapıya sahip olmadıklarından sıklıkla Protista içerisinde sınıflandırılan küçük orga-

[1] Başka özelliklere göre yapılan sınıflandırmalar pek tatmin edici değildir Dolayısıyla eşeysel evreleri bulunmamış türleri sınıflandırmak genellikle zordur Böyle türler, genel olarak, Fungi Imperfecti olarak isimlendirilen bir kategoriye dahil edilir; kuşkusuz imperfection (eksiklik) terimi mantardakinden ziyade bizim anlayışımızdadır.





23.3 ***Rhizopus*** **(kara ekmek küfü)**
(A) *Rhizopus* siyah ve beyaz topuzlar taşıyan çok sayıda iplik şeklinde filamentlerden oluşur. Bunlardan siyah renkli olanlar, olgun sporangiyumlorı oluştururlar ve spor saçmaya hazırdırlar. (B) Hif ve sporangiyumların temsili resmi. (C) Kavuşma (konjugasyon) şeklinde eşeysel üreme: (1) İki farklı lifin kısa dalları kavuşur. (2) Bu dalların ucu gametler haline dönüşür. (3) Gametler birbirlerini dölleyerek kalın ve dikenli çeperi olan bir zigot oluşturur.

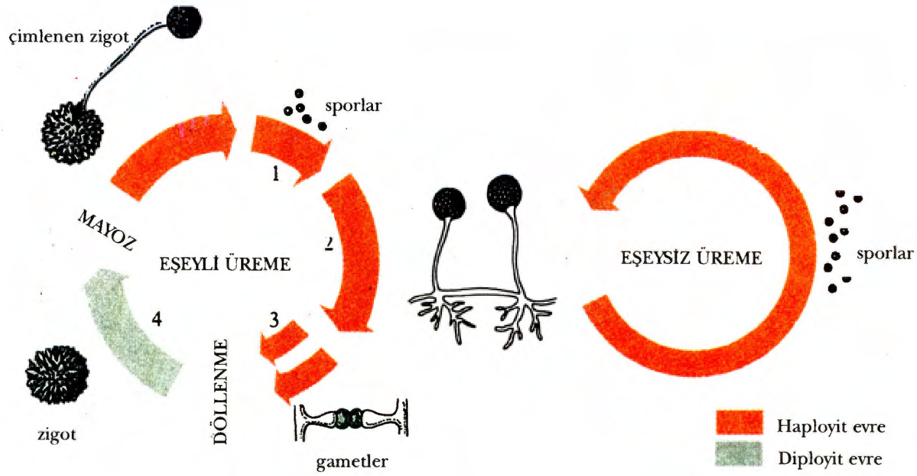
nizmalardan oluşurlar. Birçoğu algler ve diğer bitkilerin içerisinde ya da üzerinde parazit ya da saprofit olarak yaşayan sucul organizmadır. Bazıları toprakta, az sayıda tür ise sivrisinek larvaları, nematotlar ve karaciğer trematotlarında iç parazit olarak bulunur.

Bu canlıların haployitleri tümüyle yaşar canlı bir konak hücresinin içinde basit keseler şeklinde yaşar (Şek. 23 2A). Bu keselerin yüzeyden dışa uzanan besin absorblayıcı rizoyitler vardır (Şek. 23 2B, C) ya da bu uzantılar kese şeklinde üreme organlarını taşıyan ipliksi yapılar şeklindedirler (Şek. 23 2D). Üreme, hücredeki çekirdekler sitokinez geçirmeksizin bir çok kere mitoz bölünme geçirip çok çekirdekli bir durum alınca başlar. Sonuç olarak, sitoplazma, her biri bir miktar çekirdek alacak şekilde parçalara ayrılır. Her biri, tek bir kamçı geliştiren (bu kamçı, chytridlerde arka, hyphochytridlerde ise ön taraftadır) yeni oluşmuş hücreler halinde ortama serbestce bırakılır. Bazı koşullarda bunlar eşeysel üreyen gametler olarak iş görürler. Fakat daha sık olarak bunlar, türe bağlı olarak uygun bir kese ya da iplikçiğe dönüşen ve *zoospor*lar olarak isimlendirilen eşeysiz üreme hücreleri olarak iş görürler.

ZYGOMYCOTA (KONJUGASYONLU MANTAR)

Bu divizyo üyelerinin hifleri çok sayıda haployit çekirdek içermesine karşın, karekteristik olarak enine çeper bulundurmazlara Enine çeperler yalnızca üreme yapılarının oluşumu sırasında oluşur. Ne gametler ne de sporlar hareketli değildir. Eşeyli üreme, iki farklı misel hifini ait morfolojik olarak birbirine benzer hücrelerin birleşmesiyle başarılır (Şek. 23. 3C).

Siyah ekmek küfü, *Rhizopus,* bu divizyonun tipik bir üyesidir. Bu küfün hifleri ekmekler üzerinde beyazımsı ya da grimsi miselyumlar oluştururlar. Miselyum üç tip hif içerir ekmeğin yüzeyini bir ağ gibi saran stolonlar; ekmeğin içine girerek hem mantarın tutunmasını hem de besin almasında rizoyitler ve yüzeye dik göre dik büyüyen ve uçların işe göre yuvarlak sporangiyumlar taşıyan sporangiyoforlar (Şek. 23. 3B). Her sporangiyumda binlerce eşeysiz spor oluşur. Bu



23.4 *Rhizopus*'un yaşam döngüsü
Açıklama için metne bakınız



23.5 Orta Amerika'da bir yağmur ormanında yaşayan *Peziza* mantarı

kamçısız sporlar çok küçük ve hafiftirler sporlar, olgunlaşıp serbest kaldıklarında (sporangiyum çeperinin yırtılmasıyla), rüzgar ve hayvanlarla uzak mesafelere taşınırlar. Eğer bir spor, ılık ve nemli bir yere yerleşirse, çimlenerek yeni bir hif kütlesi oluşturur ve böylece eşeysiz üreme tamamlanır.

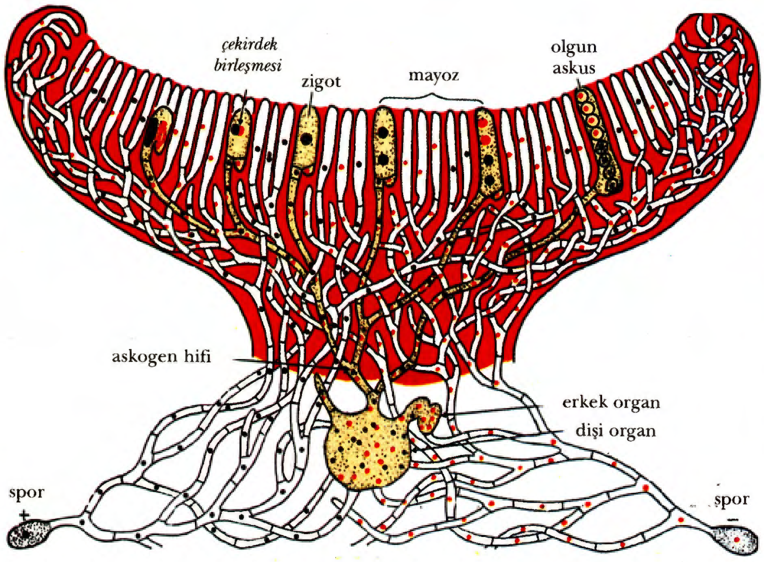
Rhizopus'un eşeyli üremesi bir yeşil alg olan *Spirogyra*'nınkine (Şek. 22.27) benzer. İki ayrı hiften gelen kısa dallar (farklı eşeyli olması gerekir) uçlarından birbirlerine değerler (Şek. 23. 3 C). Bunların en uç kısımlarında enine çeperler oluşur. Oluşan bu gamet hücreleri birbiri ile kaynaşarak zigotu oluşturur. Zigot koruyucu bir çeper oluşturarak ve bir ila üç ay süren bir dormansi periyoduna girer. Zigotun çekirdeği çimlenince mayoz geçirir ve zigottan kısa bir hif oluşur. Bu haployit hif hemen bir sporangiyum oluşturur. Sporangiyum yeni miselyumu meydana getirecek olan eşeysiz sporları çevreye yayar. Eşeysel döngünün tamamında tek diployit evrenin yalnızca zigot olduğuna dikkat ediniz (Şek. 23.4).

Zygomycota divizyosu üyeleri toprak ve hayvan gübrelerinde saprofit olarak yayılış gösterir; yalnızca bir kaç tür sulak ortamlarda yaşar. Bununla birlikte, bazıları, bitki, hayvan ve diğer mantarlar üzerinde parazit olarak yaşar.

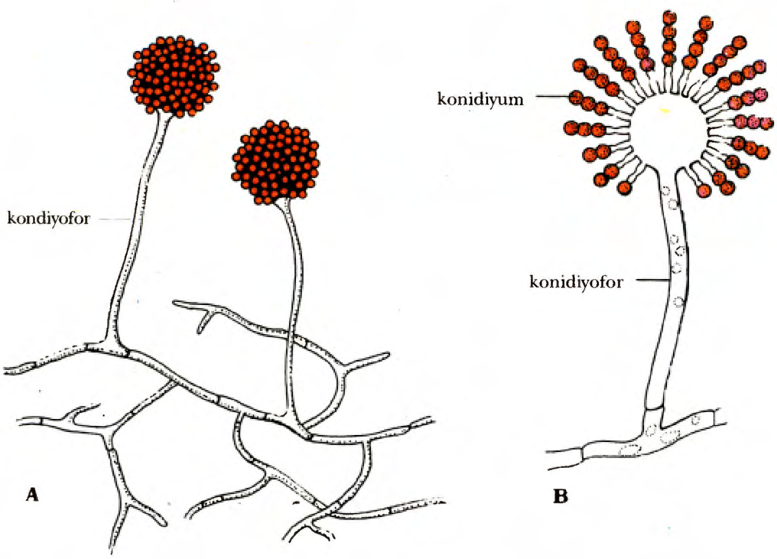
ASCOMYCOTA

Bu büyük divizyonun bireyleri çok çeşitlilik gösterir. Mildiyo hastalığı yapan birhücreli mayalar karmaşık yapılı ve kase şeklindeki mantarlar bunlar arasındadır. Kase şeklindeki yapı çok sayıda hifin sıkı şekilde biraraya gelmesiyle oluşur (Şek. 23.5). Zygomycota üyelerinin aksine, Ascomycota'nın vejetatif hifleri septattır; yani bunların hücre çeperleri bulunur; ancak merkezde büyük deliklere sahip olan bu septumlar gelişmesini tamamlayamamışlardır. Dolayısıyla komşu hücrelerin sitoplazmaları süreklilik gösterir.

Vejetatif yapılarının farklılık göstermesine karşın, Ascomycota üyelerinin tümü eşeyli üreme sırasında ***askus*** adı verilen bir üreme yapısı oluşturduklarından birbirine benzer. Bir askus, haployit spor-



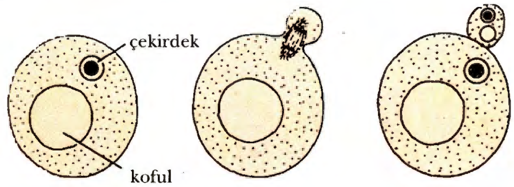
23.6 Kase şeklindeki mantarın büyütülmüş bir kesiti Biri erkek, diğeri dişi spordan türemiş iki haployit hifin oluşturduğu miselyum biraraya gelerek kase şeklinin oluşumuna ve sporların üretimine katılır. Dişi miselyum askogoniyum denen bir dişi organ, erkek miselyum ise anteridiyum denen bir erkek organ taşır. Dişi organdan erkek organa bir tüp uzar (renkli noktalar) ve daha sonra erkek çekirdekler dişi organa doğru hareket ederek (renkli noktalar) dişi çekirdek (siyah noktalar) ile birleşir. Daha sonra, dişi organdan bir hif oluşur. Bu hifteki her bir hücre, birleşmiş iki çekirdek taşır; bunlardan biri erkek diğeri ise dişidir. İki çekirdek taşıyan bu hücreye dikaryotik denir. Buradaki gibi, çekirdekler kalıtsal olarak farklı olduklarında (heterokaryotik her bir çekirdek haployit olsa bile, hücreler diployittir. Sonuçta, dikaryotik hifin uçtaki uzar ve çekirdekleri bir zigot çekirdeği (koyu renkli) oluşturmak üzere birleşir. Zigotun çekirdeği süratle mayoz bölünme geçirir ve oluşan dört haployit çekirdeğin her biri mitoz ile toplam sekiz küçük spor hücresi oluşturur. Bunlar askus adı verilen yaşlı zigot hücresinin içinde tutulurlar.



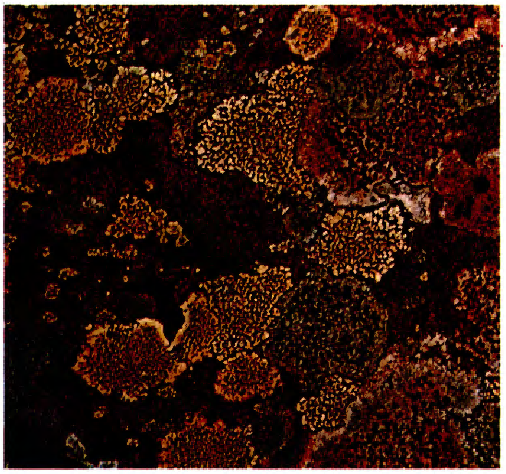
23.7 Bir Ascomycota üyesi olan *Aspergillus*'un eşeysiz çoğalma yapıları
(A) Bir miselyumdan iki kondiyofor oluşur.
(B) Bir konidiyofordan alınan kesit büyütüldüğünde, bunun zincirler halinde dizilmiş, koniduyum adı verilen çok sayıda spor taşıyan yapı içerdiği görülür.

ların (çoğunlukla sekiz, fakat bazen dört) üretildiği bir kesedir; bir askustaki tüm sporlar tek bir atasal hücreden kökenlenir. Olgun bir askusun oluşumu Şekil 23.6'da gösterilmiştir.

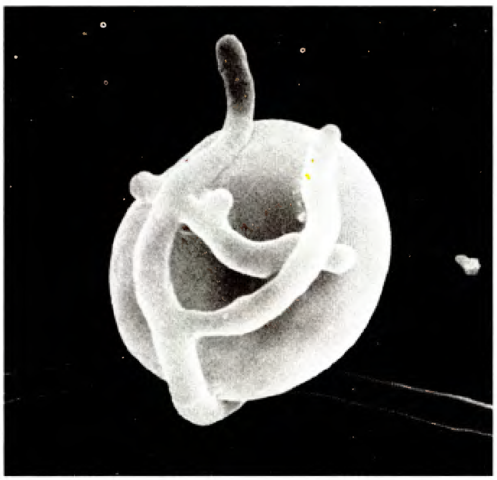
Ascomycota üyelerinin çoğu, ***conidium*** (Şek. 23.7) adı verilen özel sporlarla, eşeysiz olarak da ürerler. Bunlar sporangiyumlar içinde de-



23.8 Bira mayasında tomurcuklanma
Küçük yeni bir hücre daha büyük olan ana hücreden tomurcuklanm oluşur.



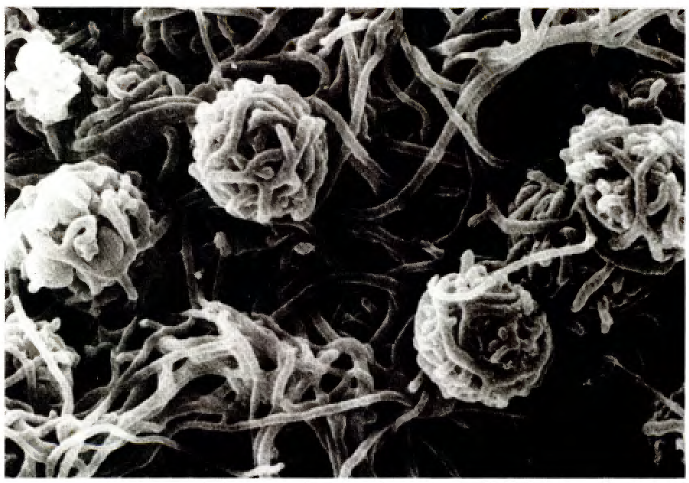
A



C

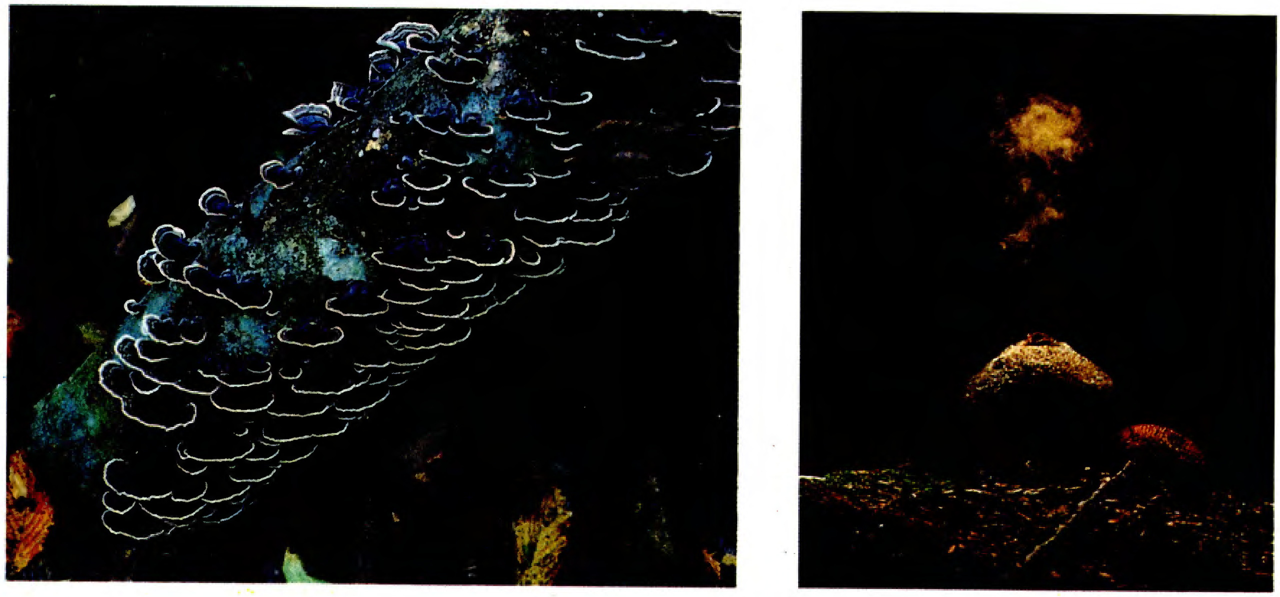


B



D

23.9 İki farklı liken tipi
(A) İskoçya'da taş yığınları üzerinde yetişen kabuk şeklinde *Lecidea atrata* ve *L. lithophila,* (B) *Cladonia* mantarı ile *Trebouxia* alginin oluşturduğu yukarı doğru büyüyebilen bir liken. Gövde ucunda, parlak, kırmızı, yuvarlak bir yapı taşıdığından İngiliz askerleri adı verilmiştir. (C) İngiliz askerleri adı verilen likenin kültürü yapılarak alg ve mantar birliği yeniden oluşturulabilir. (D) Gelişmenin bir sonraki evresinde, çok sayıda alg hücresi, bir hif ağı halinde biraraya toplanır.



23.10 İki Basidiomycota örneği
Solda: Bir ağaç mantarı *Cariolus versicolor*
Sağda: Bir damla yağmur düşünce etrafa sporlar saçan küf mantarı, *Lycopoerdon perlatum,*

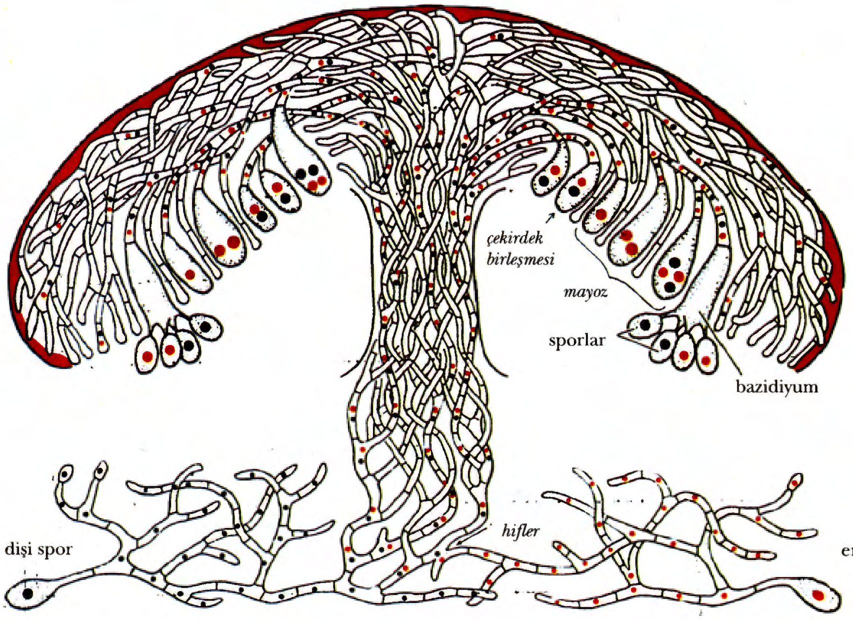
ğil, konidiyofor denen hiflerin ucunda zincirler şeklinde oluşurlar. Her konidum yeni bir mantar bitkisi oluşturabilir.

Mayaların, Ascomycota'nın üyeleri olarak düşünülmeleri şaşırtıcı gelebilir. Bunlar birhücrelidirler ve eşeysiz üremelerini konidiyum oluşturarak değil, tomurcuklanma ile gerçekleştirirler (Şek. 23.8). Bununla birlikte, belirli koşullar altında, bir maya hücresi dört spor oluşturmak için askus görevi yapabilir. Bu sporlar, vejetatif hücrelere göre, uygunsuz ortam koşullarına karşı çok daha dayanıklıdırlar ve mayaların, uzun süren aşırı sıcak ve kurak koşullarda yaşamlarını sürdürebilmelerini sağlarlar. Gen dizisi analizleri, mayaların keseli mantarlar olduklarını doğrulamaktadır.

Daha önceki bölümlerde, likenlerin, karmaşık bir simbiyotik ilişkiyle birlikte büyüyen, bir mantar ve bir alg ya da fotozentetik bakterilerin oluşturdukları bitkiler olduklarından söz etmiştik (Şek. 23.9) Bir çok liken ise mantar üyesi Ascomycota grubundandır. Ancak çok az sayıdaki tropikal liken türlerindeki mantarlar aşağıda tartışılan Basidiomycota divisyosunun temsilcileri olabilir. Likenlerin fotosentetik (yeşil) kısımları siyanobakteriler olabilirse de, genellikle bunlar yeşil alglerdir (Chlorophyta).

BASIDIOMYCOTA

En büyük ve en göz alıcı mantarların çoğu (küf mantarları, yenen ve zehirli şapkalı mantarlar) bu guruptandır (Şek. 23.10). Bu bitkilerin toprak üstü kısımları sert bir doku kütlesine benzese ve bazıları, bir



23.11 Bir şapkalı mantarın kesiti
İki bir hücreli miselyum (biri dişi, diğeri erkek) hifi birleşerek yeni bir dikaryotik hif oluşur. Daha sonra, mantarın toprak üstü kısmı meydana gelir. Mantarın sap ve çanak kısmı bu hiflerin sıkıca biraraya gelmesi ile oluşur. Sporlar, şapkanın alt yüzeyindeki basidyumlar tarafından oluşturulurlar.

sap ve belirgin bir şapka şeklinde farklılaşmış olarakda diğer tüm mantarlar gibi hiflerden oluşmuşlardır. Çoğu mantarın toprak üstü kısmı ya da üreme yapıları, tüm bitkinin küçük bir parçasıdır. Hifin esas kısmı toprak altındadır. Hifleri oluşturan hücreler arasında bölmeler bulunur.

Bu sınıfın üyeleri çomak şeklinde ***basidium*** adı verilen üreme yapılarının varlığıyla ayırtedilirler (Şek. 23.11). Basidiyum oluşturan hif hücreleri, bir haployit erkek e bir haployit dişi, iki çekirdek içeren binukleat (dikaryotik) hücrelerdir. Gill mantarı olarak isimlendirilen bu Basidiomycota'nın (Şek 23.11) şapkasının alt yüzeyinde perdeler (giller) halinde dizilmiş yapılardaki hiflerin uç kısımlarında belirli hücrelerin iki çekirdeği döllenerek zigotu oluşturur. Daha sonra zigot, bazidyuma dönüşür. Bu hücrenin çekirdeği mayoz bölünme geçirerek dört yeni haployit çekirdek oluşturur. Bazidyumların ucunda dört küçük çıkıntı meydana gelir ve haployit çekirdekler bunların içine girer. Her çıkıntının uç kısmındaki çeper eriyince, bunlar spor haline gelir ve her spor yeni bir miselyum oluşturur.

ÇALIŞMA SORULARI

1. Çoğu mantarın çiftleşme sistemini ve bir çok türün çeperlerinde selüloz bulundurduklarını göz önüne alarak, bu alemin evrimine ilişkin bir senaryo geliştirin. Hipotezinizi yansıtmak için şekil 19.214'de ne gibi değişiklik gerekecektir (s. 557, 596-97, 650).

2. Siliatların çok çekirdekli stratejisini, mantarların senositik özelliği ile karşılaştırın (s. 592-93, 649)
3. Mantarların küçük kalmasını ve bunun dışında, şapkalı mantarlar ile diğer büyük mantarların düşük yoğunluklu özelliğini uygun hale getiren olası etmenler nelerdir?
4. Likenlerdeki mantar, simbiyotik alge olasılıkla ne sağlamaktadır? (s. 653)
5. Siyanobakterilerin kendi kendine yetebilme özellikleri fazla olduğuna göre, mantarla işbirliğine girmenin yararı ne olabilir? (s. 576-78, 653).

BÖLÜM İLE İLGİLİ KAVRAMLAR

- Mantarların özelliklerinin açıklanması
- Başlıca çok hücreli mantarların anatomisi
- Mantarların fizyolojisi
- Mantarlarda başlıca üreme stratejileri

ÖNERİLEN KAYNAKLAR

ABMADJIAN, V., 1963. The fungi of lichens, *Scientific American* 208 (2).

COOKE, R. C., 1978. *Fungi, Man and his Environment.* Longman, London. *Short but fascinating treatment of the biology of fungi, with emphasis on the many ways these organisms affect humans.*

EMERSON, R., 1952. Molds and men, *Scientific American* 186 (1). (Offprint 115) *The diversity of the fungi, and their many effects on human lives.*

LITTEN, W., 1975. The most poisonous mushrooms, *Scientific American* 232 (3). *The members of the genus* Amanita *and the highly toxic compound they produce.*

RAVEN, P. H., R. F. EVERT, and S. E. EICHHORN, 1986. *Biology of Plants,* 4th ed. Worth, New York. *Includes an excellent treatment of the fungi.*

Bölüm **24**

OMURGASIZ HAYVANLAR

Diğer yedi alemde yer alan toplam hayvan türü sayısının en az beş katı kadar omurgasız hayvan türü vardır. Üstelik, hayvanların çoğunda görülen organ ve doku özelleşmesinin derecesi, iletim demetine sahip bitkilerinkini bile geride bırakır. Bu ve bundan sonraki bölümde amacımız, hem hayvanlar aleminin aşırı çeşitliliğini hem de hayvanlar alemi içerisindeki evrimsel modelleri özetlemektir. Bitkilerde olduğu gibi, tartışmamızın çoğu, hayvanların sudan karaya geçmesini sağlayan adaptasyonlar etrafında yoğunlaşacaktır. Bitkileri yiyen hayvan olarak ilk akla ayı gelir. Bitkilerin işlevleri sonucu yaratılan oksijenli atmosfere, hayvanlar bağımlıdır. Herbivorları avlayarak beslenen karnivorlar, daha sonra ortaya çıkmıştır. Bitkilerin yayılıp gelişmeye başladığı her ortamda aynı sıra izlenmeye başlar.

Hayvanlar aleminin çeşitliliği öylesine büyüktür ki bu bölümlerin her ikisinde de dikkatler, en büyük ve çok önemli gruplar üzerine yoğunlaştırılmıştır; diğer bazı küçük şubelere ise kısaca değinilmiştir. Bu bölüm, Chordata dışındaki diğer tüm hayvan şubelerinden bahsetmektedir; bir sonraki bölümde iki küçük omurgasız alt şubesini ve omurgalıları kapsayan kordalılar incelenecektir. Bu kitabın V. kısmı, özellikle eklembacaklılar ve omurgalılar üzerinde durularak bu büyük grupların karşılaştırmalı fizyolojilerine ayrılmıştır; bununla birlikte, sölenterler, yassısolucanlar, yumuşakçalar ve derisidikenliler de kısmen incelenmiştir.

Bu kitapta, hayvanlar aleminin sınıflandırılmasıyla ilgili izlenen sistem, kitabın son kısmındaki ekte verilmiştir. Bu sınıflandırma geniş ölçüde kullanılmakla birlikte biyologların hepsi tarafından kabul edilmediğini bilmeliyiz. Hayvan gruplarının evrimiyle ilgili bir çok

şey kesin değildir ve biyologlar arasında mevcut verilerin yorumlanması değişiklik göstermektedir.

PORİFERA (SÜNGERLER)

Süngerler, sucul, çoğunlukla denizel hayvanlardır (Şekil 24.1). Larvaları silli ve serbest yüzücü olmalarına karşın erginleri daima sesildir (belirli bir noktaya bağlı olarak yaşayan); ekseriyetle kayalara, kabuklara ya da su içerisine batmış diğer cisimler üzerine kendilerini tesbit ederler. Çok hücrelidirler; fakat çok hücreli hayvanlarda genel olarak görülen özelliklerin çok azına sahiptirler. Örneğin, ne sindirim sistemleri, ne sinir sistemleri[1] ve ne de dolaşım sistemleri vardır. Gerçekte, herhangi bir organa sahip olmadıkları gibi doku farklılaşmasıda belirgin değildir. Böylece, süngerler, alglerdekini hatırlatan çok düşük organizasyon düzeyi göstermektedirler.



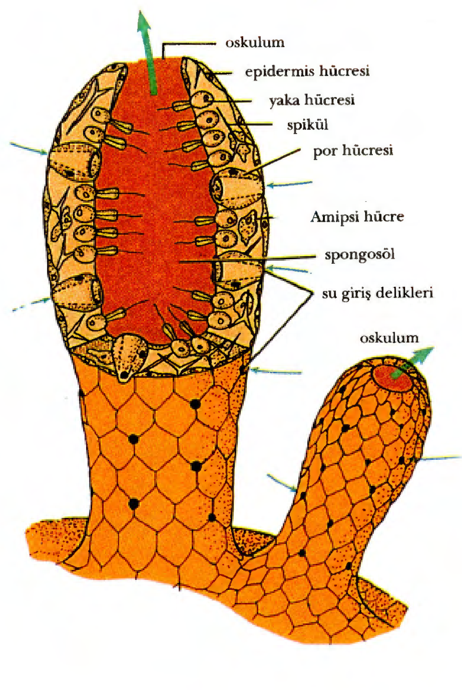
24.1 Koloni oluşturmuş sünger
Oksijeni ve mikroskobik besin partiküllerini taşıyan su, herbir süngerin vücut duvarında bulunan çok sayıda delikten merkezi boşluk içerisine akarak büyük bir delik olan oskulumdan dışarı çıkar.

Bir süngerin vücudu, delikli bir torba gibidir. Duvarı üç tabakadan oluşmuştur: Yassılaşmış epitel hücrelerinden oluşmuş dış tabaka, gezici ameboyit hücrelerin içinde dolaştığı jelatinimsi orta tabaka ve kamçılı hücrelerden oluşan iç tabaka (Şekil 24.2). Kamçılı hücrelerin kaidesinin oldukça zarif bir yakayla çevrili olması, nadir görülen bir durumdur ve bu hücrelere ***yaka hücreleri*** (ya da ***koanosit***) adı verilir.

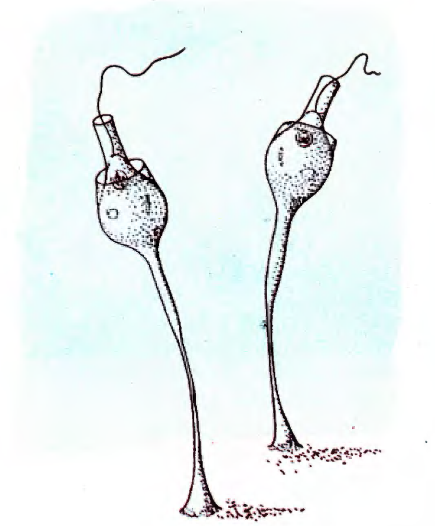
Süngerin duvarı, her biri tek bir por hücresiyle çevrilmiş olan çok sayıda delik vasıtasıyla delinmiştir. Su, delikten geçerek merkezi boşluğa (sponjosöl) girer ve vücudun sonundaki büyük delikten (oskulum) dışarı akar; su akıntısı, yaka hücrelerinin kamçılarının çırpılmasıyla artırılır. Yaka hücreleri daha yüksek metabolik hız, daha hızlı büyüme ve hızlı üremeyi olası kılar. Su akıntısıyla getirilen mikroskopik besin partikülleri yaka hücrelerine yapışır ve onlar tarafından yutulur; bu besinler, yaka hücrelerinin besin kofulları içerisinde sindirilebilir ya da sindirilmek için ameboyit hücrelere iletilir. Su akıntısı ile hücrelere oksijen de getirilerek karbondioksit ve azotlu atıklar (büyük ölçüde amonyak) dışarıya taşınır. Azotlu atıklar, proteinli beslenmenin sonucunda ortaya çıkar ve karnivor bitkilerin birkaç türü dışında bu atıklar, fotosentez yapıcılar için bir sorun oluşturmaz. Alglerde de olduğu gibi, çevredeki su ve bu organizmaların ince dokuya sahip olmaları, süngerlerde organ oluşumunu gereksiz kılmıştır.

Süngerler, ameboyit hücrelerin salgıladığı kendilerine özgü bir iç iskelete sahiptir. Bu iskelet, ya kristal ***spiküllerden*** ya protein fibriller-

[1] Bazı süngerlerde, vücut duvarında yer alan bazı hücrelerin uzantıları vardır. Bu uzantılar, özel iletişim sağlıyabilirler .



24.2 İki sünger kolonisinin ayrıntılı görünüşü
Süngerlerden birisi kısmen kesilerek, diğeri ise dış görünüşü ile gösterilmiştir. Mavi oklar, suyun süngerden çıkışına kadar izlediği yola işaret etmektedir. Tüp şeklinde basit bir vücüda sahip olan bu süngerler, askonoyit tiptedir. Süngerlerin büyük çoğunluğunun (sikonoyit ve leukonoyit tipte olanlar) vücut duvarı, karmaşık bir şekilde katlantılı olup su vücut duvarında yer alan kanallar ağından geçer; fakat onların temel vucüt planının da askonoyit yapı planının gelişerek karmaşıklık kazanmasıyla ortaya çıktığı düşünülür.



24.3 İki tane yakalıkamçılı (*Codosiga*)
Bu birhücreli organizmalar, Şekil 24.2'de gösterilen süngerlerin yaka hücrelerine çarpıcı bir şekilde benzerlik gösterir. Bu organizmalar geleneksel sınıflandırmalarda zoologlar tarafından bir hücreli hayvan olarak, botanikçiler tarafından Chrysophyta aleminin renksiz üyeleri olarak sınıflandırılır.

den ya da her ikisinden meydana gelmiştir. Spiküller, kalsiyum karbonattan ya da silisli maddelerden (genellikle silisik asit) yapılmıştır; bunların kimyasal bileşimi ve biçimleri süngerlerin sınıflandırılması için temel oluşturur. Banyo süngerlerinin (*Spongia*) lifli iskeletleri temizlenir ve birçok yerde kullanılmak üzere satılır. Canlı banyo süngerleri, bildik ticari nesnelere çok az benzerlik gösterir; daha ziyade bir karaciğer parçasını andırır.

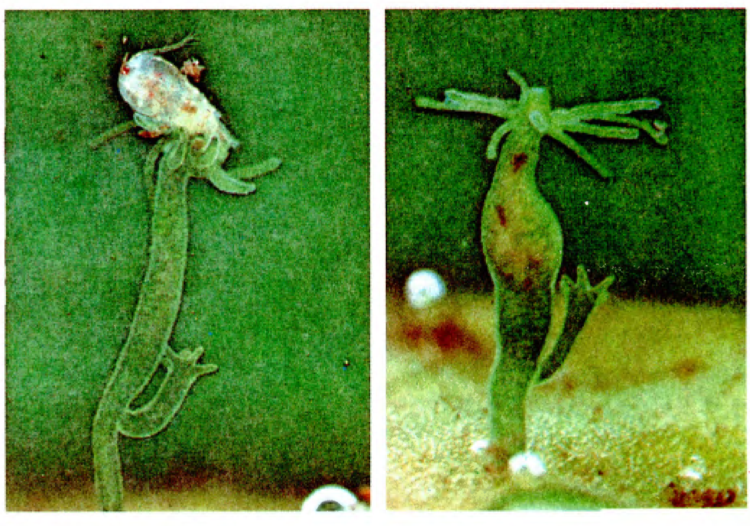
Serbest yaşayan kamçılı birhücrelilerden bazıları yakalı olup (Şekil 24.3) süngerlerin yaka hücrelerine yakından benzerlik gösterir. Bu hücreler, başka hiçbir organizmada bulunmaz. Bu nedenle birçok biyolog, süngerlerin yakalı kamçılılardan türediğini düşünür. Buna karşılık olarak, diğer bazı biyologlar ise, sünger larvalarının hücrelerinde yaka bulunmadığına işaret ederek süngerlerin, içi boş, serbest yüzen ve koloni halinde yaşayan kamçılılardan köken aldığını öne sürerler. Her iki durumda da süngerlerin diğer çok hücreli hayvanlardan, bağımsız olarak, birhücrelilerden türediği ortaya çıkmaktadır. Porifera şubesi, hayvanlar aleminin diğer üyelerinden tamamen ayrı bir evrimsel gelişim göstererek varlığını sürdürmekte ve çok hücreli hayvanların birhücrelilerden fakat en azından iki ayrı kökten evrimleştiğine işaret etmektedir. Süngerleri yerleştirmeye yardım edecek sekans analizine dayalı veriler, henüz elimizde mevcut değildir.

Süngerler, diğer çok hücreli hayvanlardan son derece fazla farklılık gösterdiğinden ve büyük bir olasılıkla bağımsız olarak ortaya çıktıklarından çoğunlukla Parazoa olarak ayrı bir alt alem oluşturdukları kabul edilir. Bazı uzmanlar, süngerler için ayrı bir alem önerirler.

IŞINSAL SİMETRİLİ ŞUBELER

Işınsal simetrili[2] iki eski şube olan Cnidaria ve Ctenophora, nispeten

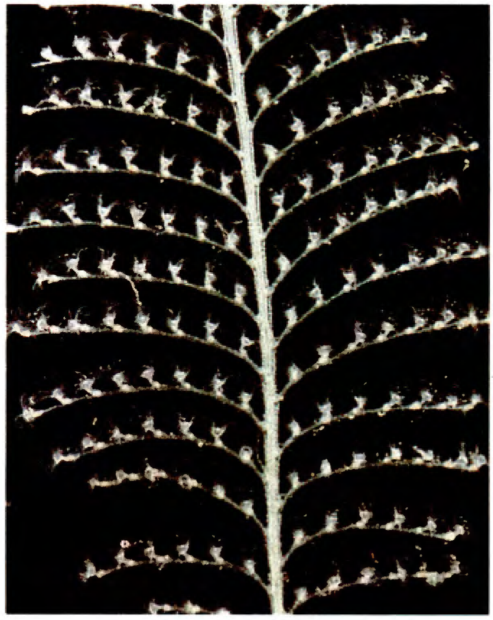
[2] Vücut kısımlarının merkezi bir eksen etrafında düzenli olarak dizilmesi anlamına gelen ışınsal simetri, bu bölümün sonunda da açıklandığı gibi, bu şubelerle ilişkili olmayan ve daha sonra ortaya çıkan Echinodermata şubesinde de görülür.



24.4 Hidra, beslenirken
Bir yeşil hidra olan *Chlorohydra* sahip olduğu rengi, kendi hücreleri içerisinde barındırdığı yeşil alglere borçludur. Böylece hidra, yeşil alglerin fotosentezinden yararlanır. Sapın üst kısmındaki tentaküllü tomurcuğa dikkat ediniz; hidralar tomurcuklanma yoluyla eşeysiz çoğalır. Solda: Hidra küçük bir kabuklulyu tentaküllerìyle yakalıyor. Sağda: Besin, sindirim boşluğuna alınmış ve besinin bulunduğu yer belirgin olarak şişkinlik yapmış.

basit organizasyonlu vücuda sahip ışınsal simetrili hayvanları kapsar. Bu hayvanlar belirgin doku tabakalarına sahip olmakla birlikte ne ayrı bir iç organa, ne başa ne de merkezi sinir sistemine sahiptirler; sinir ağları vardır. Sindirim boşluğu vardır; fakat hem ağız hem de anüs olarak işlev gören sadece bir delikle dışarıya açılır. Yani bu boşluk, gastrovaskuler boşluktur. Sindirim boşluğunun duvarı ile dış vücut duvarı arasında, ne bir sölom ne de diğer herhangi bir iç boşluk bulunmaz.

Bu hayvanların vücudunun dışta epidermis (ektoderm) ve içte gastrodermis (endoderm) adını alan hücresel iki tabakadan oluştuğu düşünülür. Fakat, diğer yüksek çok hücreli hayvanlarda olduğu gibi, mezoglea (mezoderm) adı verilen üçüncü tabakanın bu iki tabaka arasında genellikle bulunduğu bilinmektedir. Bununla birlikte, ışınsal simetri gösteren bu şubelerde bu mezodermal tabaka, yüksek şubelerdeki kadar çok iyi gelişmemiştir. Bu tabaka genellikle jelimsidir; dağınık olarak yer alan ve ameboyit olabilen az sayıda hücrelere sahiptir ya da liflidir. Sekans analizleri, ışınsal simetrili hayvan şubelerinin diğer hayvan gruplarıyla yakından ilişkili olmadığını ortaya koymuştur. Hatta bazı uzmanlar bu organizmaların, ayrı bir alemi temsil ettiğini öne sürmektedirler.



24.5 Dallanmış koloni oluşturan Hydrozoa üyelerinden *Plumularia setacea*
Koloni, herbiri 6-8 polip taşıyan çok sayıda yan dala sahip saptan oluşmuştur.

CNİDARİA (YA DA COELENTERATA = HAŞLAMLILAR)

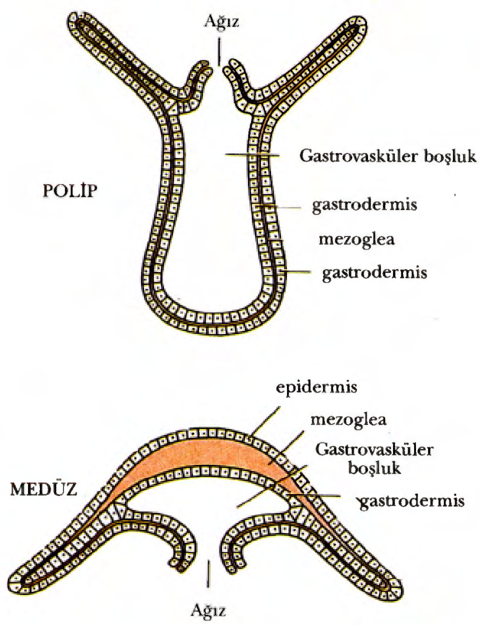
Cnidaria (= Coelenterata) şubesi, aralarında hidraların, denizanalarının, denizşakayıklarının ve mercanların yer aldığı çok çeşitli sucul organizmayı içermektedir. Hidralar tatlısularda yaşar; fakat diğer bir çok sölentrata türü denizeldir.

Sölenterlerin vücudundaki hücrelerde kısmen özelleşme ve aralarında iş bölümü görülür. Böylece dış tabaka olan epidermis, duyu-sinir hücrelerini, bez hücrelerni, nematosit üreten özel hücreleri, küçük interstitial hücreleri ve epitel-kas hücrelerini içerir. Epitel-kas hücreleri, epidermisin temel yapısal elemanı olup kasılgan bir kaç kaide uzantısı taşıyan silindirik hücrelerdir.

Sölenterlerin kasılgan elemanları, aynı zamanda diğer önemli işlevler yapan hücrelerin uzantılarıdır; sadece kasılma için özelleşmiş hücreleri yani ayrı kas hücreleri yoktur. Bu kasılgan elemanların, diğer yüksek organizasyonlu hayvanlarda olduğu gibi mezoderm kökenli olmayıp ektoderm kökenli olduğuna dikkat ediniz. Gastrodermis de kasılgan elemanlar içerir; bunlar, gastrovaskuler boşluğun astarında büyük yer tutan ve sindirim işlevini yerine getiren hücre gövdelerinin kaide uzantılarıdır. Kısaca, sölenterlerin hücreleri arasında bazı iş bölümü olmakla birlikte hiç bir zaman bu iş bölümü yüksek organizasyonlu çok hücreli hayvanlardaki kadar tam değildir. Diğer hayvanlarda işlevlerin çoğu mezodermden köken alan dokular tarafından yerine getirildiği halde sölenterlerde ektodermal ve endodermal hücreler tarafından yapılır.

Cnidaria şubesi, Hydrozoa, Scyphozoa, Anthozoa ve Cubozoa olmak üzere dört sınıfa ayrılır. Denizarılarını içeren Cubozoa sınıfı sadece 20 türe sahiptir ve ayrıca tartışılmayacaktır.

Sınıf Hydrozoa Bu sınıfın en iyi bilinen üyeleri, tatlısu hidralarıdır (Şekil 24.4). Bu hayvanların beslenmelerini, gaz değişimlerini, sinirsel kontrol ve hareketlerini V. kısımda tartışacağız. Bununla birlikte birçok bakımdan hidralar, kendi sınıflarının tipik üyeleri değildir.



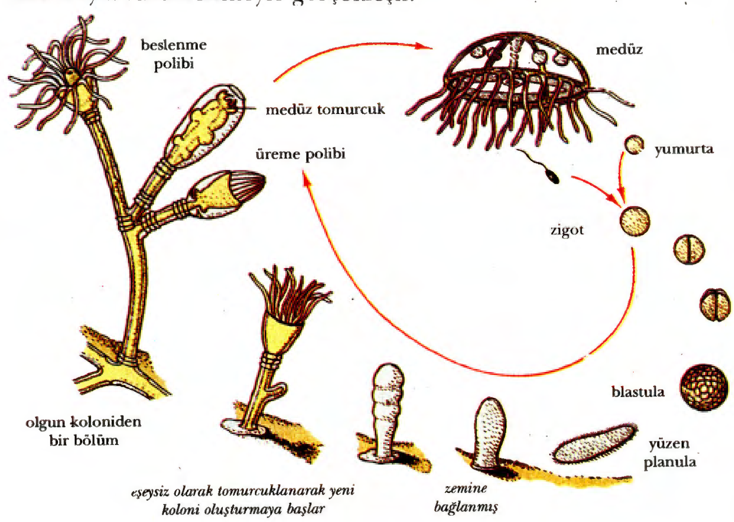
24.6 Polip ve medüzü karşılaştıran diyagram
Bu iki formun temel yapı planı aynıdır. Medüz, aşağıya dönmüş yassılaşmış bir polip gibidir.

Birçok Hydrozoa üyesi koloni oluşturarak yaşar ve karmaşık bir yaşam döngüsüne sahiptir. Yaşam döngülerinde, yere bağlı olarak yaşayan hidra benzeri bir ***polip*** evresi ile serbest yüzen ve denizanasını andıran ***medüz*** evresi sırasıyla birbirini izler (Şekil 24.6). Oysa, hidralar bir yere bağlı olarak yaşarlar ve sadece polip (tamamıyla sesil olmayan) evresine sahiptirler.

Obelia, koloni oluşturan Hydrozoa üyelerinin tipik örneğidir (Şekil 24.7). *Obelia*'nın yaşam döngüsünün çoğu bir yere bağlı olarak yaşayan polip kolonisi şeklinde geçirilir. Koloni, eşeysiz olarak tomurcuklanma yoluyla oluşturulan bireysel hidra benzeri poliplerden meydana gelir; tomurcuklar ayrılmayarak yeni polipler, içi boş ve gövdeyi andıran saplarla koloniye bağlı olarak kalırlar. Tüm poliplerin gastrovaskuler boşlukları, sap içerisindeki boşluklar vasıtasıyla birbirleriyle bağlantılıdır. Gövdenin içerisindeki boşluğu astarlayan hücreler, boşluktaki sıvıyı dolaştıran uzun kamçılara sahiptir. Kısmen sindirilmiş besinler, bir polipten diğerine hareket eden bu sıvı içerisinde iletilebilir. Hem gövde hem de polipler (ağız ve tentaküller dışında) ektodermden salgılanan sert ve kitinsi bir kılıf içerisinde korunur. Sap boyunca belirli aralıklarla yer alan halka ya da eklemler, koloninin kısmen esnemesine olanak sağlar.

Ergin bir *Obelia* kolonisi iki tip polipten oluşur. Beslenme polipleri tentakül ve nematosit taşırken, üreme polipleri tentakülsüzdür. Üreme polipleri düzenli olarak tomurcuklanmak suretiyle şeffaf ve serbest yüzen oldukça küçük medüzleri meydana getirir. Üreme polipleri, beslenme poliplerinin yakalayıp bağlayıcı sap içerisinde devam eden ortak gastravaskuler boşluk aracılığı ile kendilerine ilettiği besinlerle beslenirler. Polipler arasındaki iş bölümünün ve yapısal devamlılığın olması gözönüne alınacak olursa, yapının gerçekte bir koloni olmadığı fakat kompleks bir birey olduğu ve koloni teriminin kullanılmasının yanlış olduğu tartışılabilir.

Her bir medüz, şemsiye ya da çan şeklinde olup çanın kenarlarından çok sayıda tentakül aşağı doğru uzanır (Şekil 24.8). Çanın alt tarafının orta kısmından aşağı doğru uzanan bir tüpün ucunda ağız yer alır (gerçekte bir çanın zilinin bulunduğu yerde). Medüzler, yaşam döngüsünde eşeyli üremeyi ve yayılmayı sağlayan evredir. Çan şeklindeki yapıda bulunan kasılgan hücrelerin art arda kasılıp gevşemesiyle yavaş yavaş yüzerler; fakat onların hareketlerinin çoğu, su akıntısıyla sürüklenmeyle gerçekleşir.



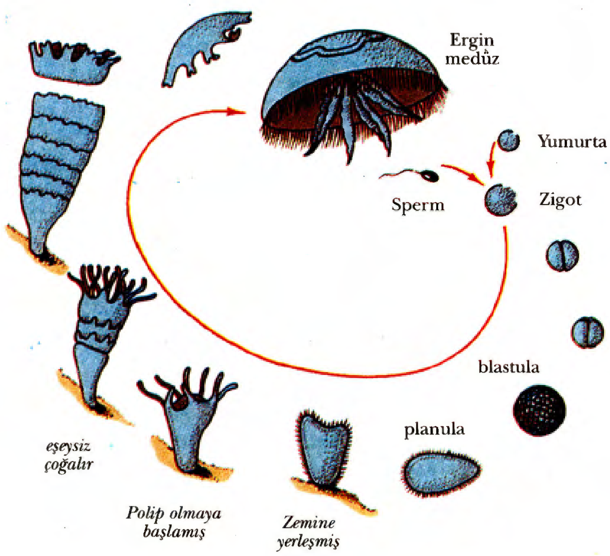
24.7 Koloni oluşturan bir Hydrozoa üyesinin (*Obelia*) yaşam döngüsü
Medüzler ayrı eşeyli olduğundan, yumurta ve spermler farklı bireyler tarafından üretilir. Tanım için metine bakınız.

Ergin medüzlerdeki belirli hücreler mayoz geçirerek ya sperma ya da yumurta üretirler ve bu hücreler çevredeki suya bırakılır. Döllenme gerçekleşir ve meydana gelen zigot içi boş blastulaya gelişir. Gastrulasyon, Bölüm 13'de açıklandığı gibi invaginasyon (içeriye çökme) yoluyla gerçekleşmez. Bunun yerine, blastulanın duvarından (ektoderm) üretilen endodermal hücreler blastosölü tamamıyla dolduruncaya kadar blastosöl içerisine göç ederler. Bu katı gastrula, daha sonra ***planula*** adı verilen ince uzun ve silli larvaya gelişir. Planula, nihayet zemine yerleşir ve bazı cisimlere bir ucuyla tutunur; diğer ucundan ağız ve tentaküller gelişerek yeni koloniyi oluşturacak bir polipi meydana getirir. Yaşam döngüsü böylece tamamlanır. Polip ve medüzün her ikisininde diployit olması nedeniyle *Obelia* gibi sölenterata üyelerinde polip ve medüz evrelerinin birbirini izlemesi, bitkilerdeki döl değişiminden farklı olduğuna dikkat ediniz; çok hücreli hayvanların tümünde olduğu gibi, yaşam döngüsünde haployit olan evre sadece gametlerdir.



24.8 Bir Hydrozoa medüzü, *Gonionemus*
Gonionemus, yaşamının çoğunu medüz olarak geçiren, çok sayıda tentaklüle sahip, yavaş yüzen, çan şeklinde bir hayvandır.

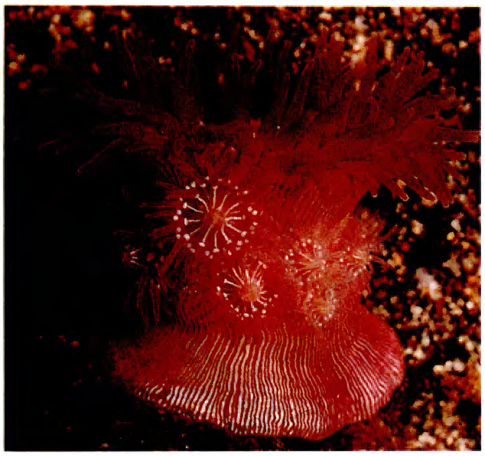
Sınıf Scyphozoa Scyphozoa sınıfı gerçek denizanalarını kapsar. Bu hayvanların yaşam dögüsünde medüz, baskın ve göze çarpan evredir; polip evresi küçük bir larva ile sınırlı kalmıştır. Planuladan gelişen bu larva, tomurcuklanarak hızlı bir şekilde medüzleri meydana getirir (Şekil 24.9). Scyphozoa medüzleri daha önce tanımladığımız Hydrozoa medüzlerine benzerlik gösterir; yalnız bu medüzler genellikle daha büyük ve ağzın kenarından çıkan uzun ağız kollarına (endodermal tentaküller) sahiptirler; vücudun kenarından çıkan tentaküller *Aurelia* (Şekil 24.9)'da olduğu gibi indirgenmiş ya da *Pelagia*'da (Şekil 24.10) olduğu gibi oldukça uzun olabilir.



24.9 Denizanasının (*Aurelia*) yaşam döngüsü
Polipler biraz büyültülerek gösterilmiştir. Medüzler ayrı eşeyli olduğundan, yumurta ve spermler farklı bireyler tarafından üretilir. Tanım için metine bakınız.



24.10 Ağız kollarına ve uzun kenar tentaküllerine sahip bir denizanası (*Pelagia*)



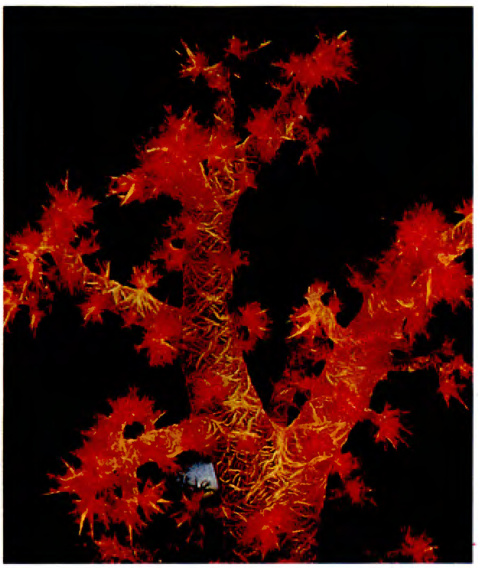
24.11 Bir denizşakayığı, *Epiactis*
Tentaküllerin gerçekten çok sayıda oluşu hayvanın ağzını çevreler. Yeni tomurcuklanmış çok sayıdaki genç denizlaleleri, gövdenin sap kısmına tutunmuştur.

Sınıf Anthozoa Anthozoa sınıfı, denizşakayıklarını (Şekil 24.11), deniz yelpazelerini, sert- ve yumuşak mercanlar (Şekil 24.12) gibi bir yere bağlı kalarak yaşayan polip formları içerir. Hepsi denizeldir. Yaşam döngülerinde medüz evresine ait hiçbir ize rastlanmaz. Cnidaria şubesinin en ileri grubunu oluştururlar ve vücut yapıları hidra gibi basit polipten çok daha karmaşıktır. Gartrovaskuler boşluğa uzanan tüp şeklinde bir ***farinks*** (boğaz) taşırlar; gastrovaskuler boşluk uzunlamasına uzanan septumlar ile ışınsal olarak konumlanan çok sayıda odacığa bölünmüştür. Bu organizmaların mezodermi (mesoglea) diğer sölenterata üyelerinkinden çok daha kalındır ve çoğunlukla bu tabakada fibroz bağ doku yer almaktadır. Kasları da çok daha iyi gelişmiştir.

Sert kalker iskelet salgılayan Anthozoa grubundan olan sert mercanlar, özellikle tropikal okyanuslarda ve yeryüzünün jeolojik tarihinde, çok önemli rol oynamışlardır. Onların iskeletleri çağlar boyunca biriktiğinden mercanlar, özellikle Güney Pasifikte birçok resif, atol ve ada oluşturmuştur (bkz. s.1180). Avusturalya'nın doğu kıyıları boyunca birkaç kilometre genişlikte ve 1600 km'den daha fazla uzunlukta uzanan Büyük Mercan Kayalığı (The Great Barrier Reef), bu düşük organizasyonlu hayvanların yeryüzünü nasıl değiştirebileceklerinin ve istisna sayılabilecek kadar fazla organizma çeşidinin bir araya toplanıp yaşayabileceği çok elverişli bir ortamı nasıl yaratabileceklerinin özellikle etkileyici örneğidir. Ayrıca, dünyadaki büyük petrol rezervlerinin çoğunun, büyük mercan resifleri içerisinde bulunan çok fazla miktardaki organik maddenin çürüyerek depolanmasından oluştuğu düşünülmektedir.

CTENOPHORA

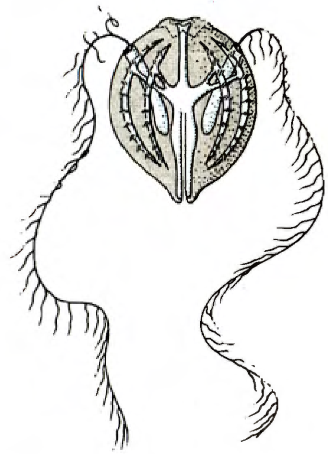
Taraklıhayvanlar ya da denizcevizleri olarak bilinen Ctenophora şubesi üyeleri, sölenterler gibi, epidermis, mezoglea ve gastrodermisten meydana gelen torba şeklinde ve ışınsal simetri gösteren bir vücuda sahip hayvanlardır. Sölenterler gibi, gastrovaskuler tipte sindirim boşluğuna sahiptirler; sölom ve belirgin bir organ sisteminden yoksundurlar. Bununla birlikte, sölenterlerin aksine bağımsız mezodermal kas hücreleri vardır; nematosit bulunmaz (bunun yerine, eğer tentaküller varsa yapışıcı hücrelere sahiptir); sölenterlerde yaygın olarak görülen polimorfik yaşam döngüsüne rastlanmaz ve küre şeklindeki şeffaf vücut yüzeyinde üst kutuptan alt kutpa uzunlamasına uzanan sekiz sıra hat üzerinde dizilmiş kendilerine özgü silli plakalara (tarak) sahiptirler (Şekil 24.13). Bu sekiz hat üzerinde bulunan sillerin ahenkle (uyumlu olarak) çırpılması hayvanın yavaş yavaş yüzmesini olası kılar. Taraklıhayvanların çoğu, özellikle kıyıya yakın bölgelerde denizlerin yüzeyine yakın olarak yüzerler. Taraklıhayvanlar, akıntılarla gel-git olaylarıyla taşınırlar, ve çok sayıda taraklıhayvan fırtınalar süresince körfezlere, ya da büyük dalgalarla kıyıya sürüklenir.



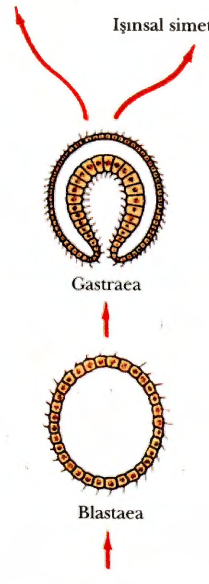
24.12 Bir yumuşak mercan, *Dendronephythya*.
Bu Anthozoa üyeleri, kalker iskelet oluşturmazlar; fakat meydana getirdikleri çok sayıda diken şeklindeki spikül onların vücutlarına etliymiş gibi farklı bir yapı kazandırır.

EUMETAZOANIN KÖKENİ

Gastrea ve planula hipotezleri Eumetazoa alt alemi, esas olarak, süngerleri kapsayan Porifera dışındaki tüm çok hücreli hayvanları içerir. Eumetazoa'nın kökeniyle ilgili öne sürülen spekülasyonlar uzun süreden beri, biraz önce tartışılan ışınsal simetrili hayvan şubeleri üze-



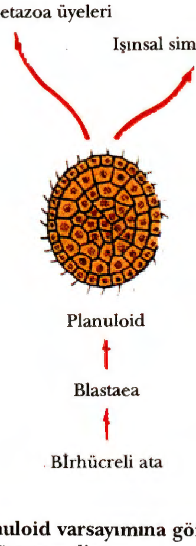
24.13 Yaygın olarak rastlanan bir taraklıhayvan, *Pleurobrachia*
Vücut içerisine derin bir şekilde girmiş olan kılıftan dışarıya doğru uzaulan çok uzun antenlere ve silli plaka sırasına dikkat ediniz.



24.14 Haeckel'ın blastaea-gastraea varsayımına göre, eumetazoanın kökenini gösteren diyagram

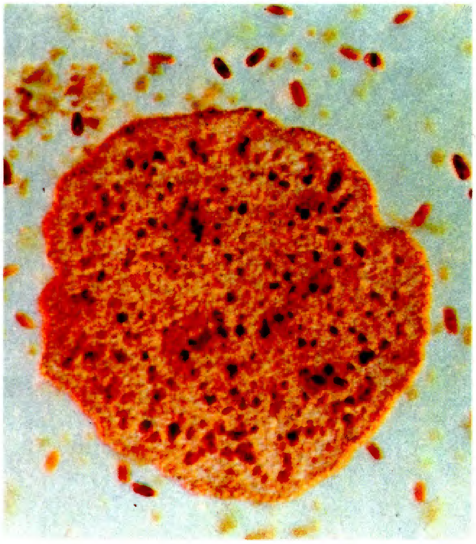
rinde merkezileşmiştir. Bunun nedeni, sadece ışınsal simetri göstermelerinden değil, özellikle Hydrozoa üyesi sölenterlerin, en basit Eumetazoa üyeleri arasında yer almaları ve aynı zamanda torba şeklindeki esasen iki tabakalı olan vücutlarının embriyonik gastrula evresine çarpıcı bir şekilde benzerlik göstermesidir. Uzun süre önce 1874'te Ernst Haeckel, çok hücreli hayvanların atasının *Volvox*'a (bkz. Şekil 22.18 s. 627) benzerlik gösteren (büyük bir olasılıkla hücre duvarı ya da klorofili olmamasına karşın) içi boş koloni oluşturan kamçılılar olduğunu ileri sürmüştür; ve sölenterler, ***blastaea*** adı verilen bu varsayılan atadan invaginasyon yoluyla gastrulasyon olayıyla ortaya çıkmıştır. Yerde sürünerek yaşam süren ve yavaş yavaş bilateral simetrik[3] bir yapı kazanan günümüz sölenterlerinin ilkin iki tabakalı (diploblastik) ***gastraea*** atasından (Şekil 24.14), daha sonra daha yüksek organizasyonlu hayvanlar ortaya çıkacaktır. Bu varsayıma göre, yüksek organizasyonlu hayvanların embriyonik gelişimindeki blastula ve gastrula evreleri, koloni oluşturan kamçılılardan bu hayvanların evrimleşmesindeki ilkin evrelerin tekrarlarıdır.

Bugün bile, hayvanların gelişim modellerinin ayrıntılı çalışılmasından onların evrimlerinin ilkin dönemleriyle ilgili büyük miktarda bilgi edinilmektedir. Sölenterlerde, gelişim sekansı ile ilgili dikkatli bir inceleme, Haeckel'ın senaryosunda ciddi bir aksaklığı ortaya koymuştur. Sölenterlerdeki gastrulasyon, invaginasyonla (içeriye çökme ile) meydana gelmez. Bunun yerine, biraz önce gördüğümüz gibi endoderm, ektodermin iç yüzeyinde üretilen hücrelerin içeriye göç etmesiyle ortaya çıkar ve planula larvasına gelişecek katı gastrula meydana getirilir. Larva polipe gelişeceği zaman, iç kısmın çevresindeki boşluk gastrovaskuler boşluğu meydana getirir ve daha sonra ağızın oluşacağı yerde yırtılarak ağızı meydana getirir. Böylece, invaginasyon yoluyla gastrulasyonun daha sonraki bir evrimsel gelişim olduğu ve endoderm oluşumunun orijinal yöntemi olmadığı anlaşılmaktadır. Bu nedenle, başlangıç noktası olarak, içi boş blastaea ata fikri Haeckel hipotezinin daha sonraki uyarlamalarında korunmasına karşın gastraea evresi fikri terkedilmiş ve bunun yerine ***planuloid*** evre varsayılmıştır (Şekil 24.15).



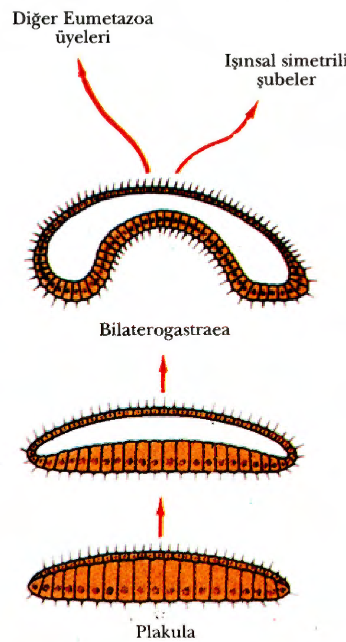
24.15 Planuloid varsayımına göre, eumetazoanın kökenini gösteren diyagram

[3] Bilateral simetri, benzer iki tarafa sahip olmayı gerektirir. Bilateral simetrili bir hayvan, belirli bir dorsal (üst) ve ventral (alt) yüzeye; ve belirli bir ön (baş) ve arka (kuyruk) uca sahiptir.





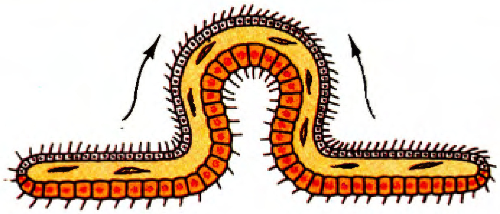
24.17 ***Trichoplax adhaerens*'in fotoğrafı**
Üstte: Hayvan, yassı plaka şeklinde bir görünüşe sahiptir. Kalıcı bir simetrisi olmayıp düzensiz bir biçime sahiptir. Yüzey tabakası içerisinde yer alan çok sayıda küresel partikül, yağdan oluşan küreciklerdir. Altta: Çok iri bir yumurta hücresi içeren bir hayvan.



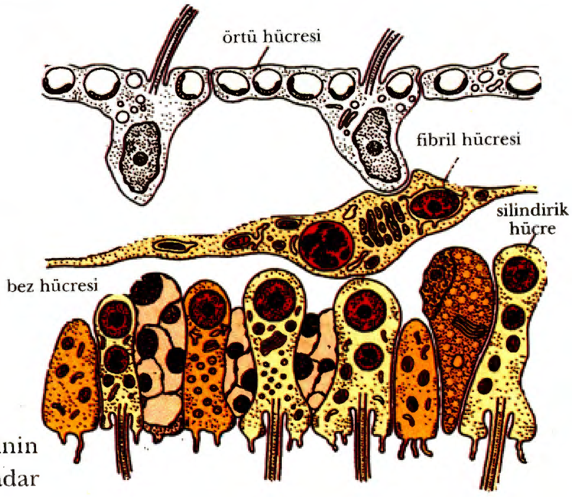
24.16 Bütschli'nin plakula-bilaterogastraea varsayımına göre, eumetazoanın kökenini gösteren diyagram
Bu yaklaşıma göre plakulanın en ilkin formu, iç vücut boşluğu olmayan iki vücut tabakasına sahip bir organizmaydı. Bu iki tabaka birbirinden gittikçe ayrıldı. Yerde sürünerek yaşam sürmesine uygun olarak organizmanın ön ve arka ucu farklılaştı ve organizma bilateral simetrik oldu.

Plakula hipotezi ve *Trichoplax*'ın yeniden keşfi Ne Haeckel'in gastraea hipotezi ne de planuloyit evreyi öne süren onun diğer bir seçeneği, niçin gastrulasyonun ilk önce ortaya çıktığını ya da endodermin beslenme işlevleri için özelleştiğini açıklamaz. Bu güçlükleri karşılamak için, Heidelberg Üniversitesinden Otto Bütschli 1884'te, en ilkin eumetazoanın, denizin zemininde sürünerek hareket eden, iki tabakalı yassı bir canlı olan ***plakula*** olabileceğini öne sürmüştür (Şekil 24.16). Böyle bir organizmanın ventraldeki hücre tabakası besin partikülleriyle daha sıklıkla temas edeceğinden bu tabakanın beslenmeyle ilgili özelleşmelerin ortaya çıkmasını beklemek mantıklı gelebilecektir ve dorsal hücre tabakası korumayla ve belkide hareketle ilgili özelleşmeleri geliştirecektir.

Şimdi eğer, besinler plakulanın altında yakalanıyorsa ve eğer ventral epitel besinlerin sindirimiyle görevlendirildiyse, Bütschli'nin işaret ettiği gibi, organizma için, vücudunun kısımlarını geliştirmeye yönelik ve geçici sindirim odacığı oluşturmaya yönelik bir avantaj oluşacaktı. Bu odacıktan ne besinler ne de salgılanan sindirim enzimleri kolayca dışarıya kaçabilecekti. Bu durumda, daha sonra, plakula bazen geçici bir gastraea olabilecekti. Bütschli, plakulayı yüzücü bir organizma olmaktan ziyade yerde sürünücü olarak kabul ettiğinden, bir adım daha ileriye giderek, bilateral simetrinin ışınsal simetriden daha uygun olacağını öne sürdü; bu nedenle ***bilaterogastraea***'yı planladı (Şekil 24.16). Diğer taraftan O, bilateral simetrinin Eumetazoa'nın çok ilkin özelliği olduğunu ve Cnidaria ve Ctenophora gibi grupların ışınsal simetrisinin ikincil olarak ortaya çıktığını düşündü.



24.18 *Trichoplax adhaerens* tarafından geçici bir sindirim odacığının oluşturulması
Hayvan, sindirim boşluğu oluşturacak vücut kısmını yukarıya doğru kaldırır. Böylece bir geçici gastraea oluşur.



24.19 *Trichoplax adhaerens*'in histolojisi
İnce ve saydam olan sırt epiteli, Grell tarafından örtü hücreleri adı verilen tek tip hücreden oluşmuştur; herbiri bir kamçı taşır ve bazıları, içerisinde yağ materyali bulunan büyük küresel kesecikler içerir. Biraz daha kalın olan ventral taraftaki epitel, kamçılı silindirik hücreleri ve kamçısız bez hücrelerini içerir. Bu iki epitel tabakası arasındaki boşlukta ise büyük bir olasılıkla harekette işlev gören lif hücreleri yer alır.

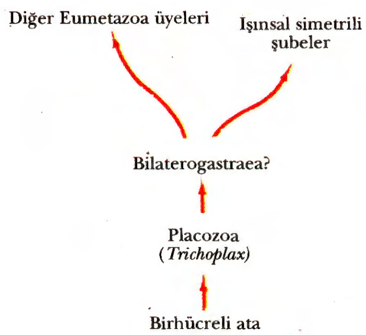
Bütschli, kendi fikrini ilk olarak öne sürdüğü zaman, kendisinin varsaydığı plakula ile bir çok yönden uyuşan ve henüz bir yıl kadar önce keşfedilen canlı bir organizmanın bulunduğunu not etti. Bu organizma, Avusturya'daki Graz Üniversitesinden F. E. Schulze tarafından deniz suyu akvaryumu içerisinde keşfedilen küçük bir hayvandı. Schulze'nin *Trichoplax adhaerens* adını verdiği bu organizma, zeminde sürünerek hareket eden iki tabakalı, yassı bir canlıydı. Bütschli'nin varsaydığı plakulaya çok belirgin benzerliği olmasına karşın, *Trichoplax* daha sonra unutuldu, çünkü kuşku uyandıran birçok kanıt nedeniyle o, sölenterlerin larval formu olduğu varsayılmıştı .

Burada plakula hipotezi ve *Trichoplax,* 1969 yılına kadar ilgisiz bir şekilde bekledi. Almanya'daki Tübingen Üniversitesinden K.G.Grell, kendisine Krul Denizi'nden gönderilen bazı algler üzerinde *Trichoplax*'ın gerçekten de sık sık geçici sindirim boşluğu meydana getirdiğini saptadı (Şekil 24.18). Bundan başka, O, bu basit organizmanın sadece kural olarak iki doku tabakasına sahip olduğunu ve organlarının olmadığını gösterdi (Şekil 24.19). *Trichoplax* , bir larva değildi; çünkü üreme yeteneğine sahipti ve koşullar elverişsiz olmadığı zaman eşeysiz; elverişsiz olduğundan eşeyli üremekteydi.

Grell *Trichoplax* için, yeni bir şube olarak Placozoa'yı önerdi. Onun yaklaşımında, *Trichoplax* bilinen en ilkel çok hücreli hayvan olabilir. Eğer bu doğruysa Eumetazoa'nın evrimi, gerçektende Bütschli'nin uzun süre önce öne sürdüğü modeli izlemiş olabilir (Şekil 24.20). Fakat *Trichoplax* bilateral simetriye sahip değildir, plakulayı izleyen evrimsel evrenin gastraea ya da bilaterogastraea olup olmadığı belli değildir.

Ciliate hipotezi Eumetazoa'nın blastaea ve planula evreleri geçiren kamçılılardan köken aldığı fikri, biyologlar arasında geniş ölçüde kabul görmüştür. Plakula hipotezinin Grell tarafından düzeltilen yeni uyarlamasının büyük destek kazandığı görülmektedir. Fakat öne sürülmüş olan diğer öneriler arasında en kayda değeri, çok hücreli hayvanların, kamçılılardan değil çok çekirdekli sillilerden ortaya çıktığıdır.

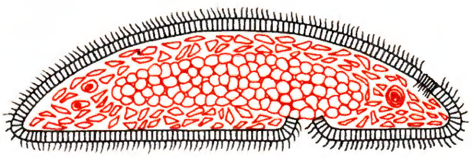
Ciliate hipotezi olarak isimlendirilen bu varsayıma göre, en ilk Eumetazoa'nın vücudu sinsitialdı (coenocytic) - yani, onlar, herbiri çevresindeki sitoplazmayı kontrol eden çok sayıda çekirdek içermekteydi; fakat hücresel olarak kısımlara bölünme yoktu. Her bir çekirdeğin ve onun yakınındaki sitoplazmanın çevresinde hücre zarının oluşması büyük bir olasılıkla en basit yassısolucanların bazılarına



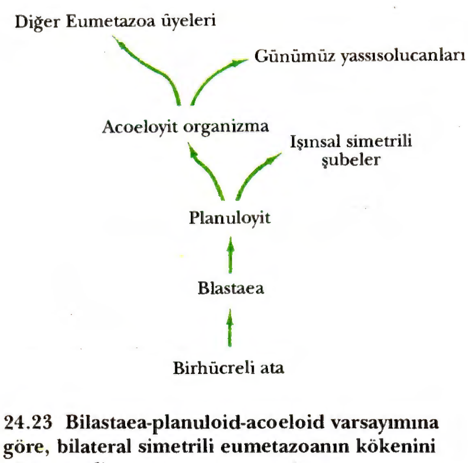
24.20 Plakula varsayımının Grell'ın Placozoa uyarlamasına göre eumetazoanın kökenini gösteren diyagram
Grell, Placozoa'nın süngerlere de ata olabileceğini öne sürmektedir; fakat böyle bir ilişkiyi kanıtlayacak kanıtlar elde olmadığından bu ilişki şemada gösterilmemiştir.



24.21 Sucul bir Turbellaria üyesi, *Prosthecereus vittatus*



24.22 Acoela grubundan bir yassısolucan
Ventral tarafta ağız vardır; fakat sindirim boşluğu bulunmaz. Hayvanın iç kısmının tamamı, hemen hemen katı olan bir doku kitlesiyle doludur(renkli kısım).



24.23 Bilastaea-planuloid-acoeloid varsayımına göre, bilateral simetrili eumetazoanın kökenini gösteren diyagram

benzerlik gösteren tipik bir çok hücreli hayvanı meydana getirmiş olacaktır (bkz. Şekil 24.22). Bu hipotez, bilateral simetri gösteren sillilerden işe başladığından Bütschli'nin hipotezindeki gibi ilk Eumetazoa'nın bilateral simetrik olduğunu; Cnidaria ve Ctenophora üyelerinin ışınsal simetrisinin ikincil olarak ortaya çıktığını kabul etmektedir.

ASÖLOMAT BİLATERİA

Biyologlar tarafından genellikle, bilateral simetri gösteren en ilkel hayvan grubu olarak kabul edilen üç şube vardır. Bunlar, Platyhelminthes, Gnathostomulida ve Nemertea şubeleridir. Her bir şubede vücut, çok iyi gelişmiş ektoderm, mezoderm ve endoderm tabakalarından oluşmuştur. Mezoderm, katı bir kitle şeklinde olup embriyonik blastosöl oluştuğunda bu boşluğu doldurur. Diğer bir deyimle, sindirim kanalı ile vücut duvarı arasında her hangi bir boşluk yani sölom bulunmaz (bkz. Şekil 24.34 A). Bu nedenle bu şubeler, asölomat bilateria olarak bilinirler.

PLATYHELMİNTHES (YASSISOLUCANLAR)

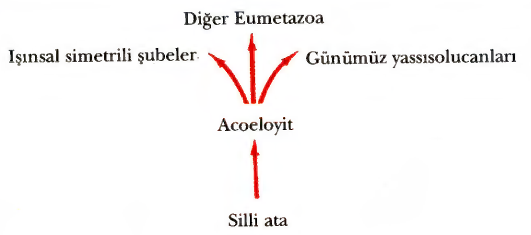
Yassısolucanlar, isimlerinde de anlaşılacağı gibi, dorsoventral (sırt-karın yönünde) yassılaşmış ince, uzun vücuda sahip hayvanlardır[4]. Sindirim boşlukları (her zaman mevcut olmayabilir) sölenterlerinkine benzerlik gösterir. Sindirim boşluğu, hem ağız hem de anüs olarak işlev gören tek bir deliğe sahiptir. Bununla birlikte, sindirim boşluğuna uzanan kaslı bir farinks vardır; özellikle serbest yaşayan türlerde bu boşluğun kendisi de çoğunlukla, çok fazla dallanmıştır. Sölenterlerde olduğu gibi, hücre dışı sindirim sınırlıdır. Besin partiküllerinin çoğu fagositoz yapılarak, sindirim kanalı boşluğunun duvarında yer alan hücreler tarafından hücre içerisinde sindirilir. Solunum ve dolaşım sistemleri yoktur. Çünkü bu hayvanlar, yaşamak için gereksinim duydukları O_2 ve CO_2 alış-verişini, doğrudan su ile gerçekleştirecek kadar ince vücuda sahiptirler[5]. Bununla birlikte, alev-hücrelerinden oluşan boşaltım sisteminin varlığı (Bölüm 31'de tanımlanacağı gibi), bu türlerin oldukça iri olup, zehirli azotlu atıkların vücut yüzeyinden yeterince doğrudan dışarıya atılması için yüzey/hacim oranının çok küçük olduğuna işaret etmektedir. Aynı zamanda çok iyi gelişmiş üreme organları vardır (genellikle her bir bireyde hem erkek hem de dişi organ var).

Hem boşaltım sistemi hem de üreme organları, yassısolucanların, ışınsal simetri gösteren hayvan şubelerinde görülen doku düzeyindeki yapı planından daha ileri bir seviye olan organ düzeyinde yapı planına sahip olduklarına işaret etmektedir. Mezodermin daha iyi gelişmiş olması, iş bölümünün artmasına yol açarak bu ilerlemeyi olası kılan, büyük bir olasılıkla temel faktör olmuştur. Mezodermal kaslar çok iyi gelişmiştir. Vücut boyunca uzanan birkaç uzunlamasına sinir şeridi ve baş içerisinde yer alan küçük bir "beyin gangliyonu", merkezi sinir sistemini oluşturur.

Bu şube, Turbellaria, Trematoda ve Cestoda olmak üzere üç sınıfa ayrılır. Son ikisi, tamamıyle parazitik olarak yaşar.

[4] "Solucan" terimi, birbiriyle akrabalık ilişkisi olmayan çok sayıda hayvan için kullanılır. Bu terim tanımlayıcı olup taksonomik değildir; terim, ince uzun vücutlu, genellikle bacaksız ya da çok kısa bacaklı organizmaları kastetmektedir.

[5] Bazı kelebeklerde bulunan lenf sistemi, ilkel dolaşım sitemini temsil edebilir.



24.24 Ciliata-acoeloid varsayımına göre, eumetazoanın kökenini gösteren diyagram

Sınıf Turbellaria Tatlısu planaryaları olarak bilinen bu sınıfın üyeleri, en fazla tanınan örnekler arasında olup mikroskobik büyüklükten, uzunlukları birkaç santimetreye kadar çıkabilen serbest yaşayan yassısolucanları kapsar. Vücut, genellikle silli olan bir epidermis tabakasıyla örtülüdür (en azından kısmen). Bazı Turbellaria üyeleri karasal ortamda yaşamasına karşın çoğunluğu suculdur (Şekil 24.21).

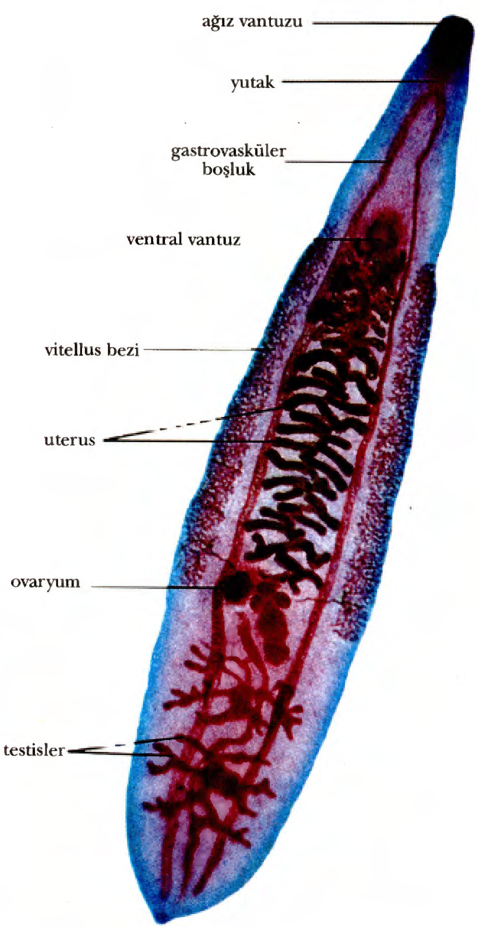
Turbellaria üyeleri, küçük bir takım olan Acoela dışından, genellikle sindirim kanalı boşluğuna sahiptir (Şekil 24.22). Çeşitli nedenlerden dolayı (sadece sindirim boşluğunun bulunmamasından değil) bazı biyologlar Acoela'yı bilateral simetrili en ilkel hayvan grubu olduğunu düşünür ve ilkel bir ***acoeloid*** organizmanın planuloyit atadan ortaya çıkmış olabileceğini öne sürerler. Onların görüşlerine göre, hem daha kompleks yassısolucanlar ve hem de diğer eumetazoa üyeleri büyük bir olasılıkla böyle bir acoeloyit atadan ortaya çıkmıştır. Eumetazoa'nın evrimiyle ilgili görüşlerin bu değiştirilmiş şekli, Şekil 24.23'te gösterilmiştir.

Eumetazoa'nın kökeniyle ilgili Ciliata hipotezini destekleyenler, Eumetazoa'nın kökünde bir acoeloyit evrenin varlığını da varsayarlar; fakat onlar acoeloyitleri, planuloyitlerden değil de doğrudan çok çekirdekli Ciliata'dan geldiğini savunurlar. Onlar, Acoela üyelerinin bazı sillilerle aynı büyüklüğe sahip olduğuna işaret ederek silli olduklarını ve bazen de zayıf olarak hücresel bölümlere ayrıldıklarını vurgularlar. Onlar, ilkel acoeloyit organizmanın, hem bilateral simetri gösteren şubelerin hem de ışınsal simetrili şubelerin atası olduğunu düşünürler. Onların bu fikri, Şekil 24.24'te şematik olarak gösterilmiştir.

Eğer acoeloyit koşul ilkinse, bunun Grell'in Placozoa hipoteziyle nasıl ilişkili olabileceği açık değildir. Bununla birlikte, bazı biyologlar acoeloyit durumu, ikincil olarak ortaya çıkan basit bir evrimsel gerileme olarak düşünürler; eğer bu görüş doğruysa, acoeloyit durum, Grell'in varsayımı için bir sorun teşkil etmez.

Sınıf Trematoda (Karaciğerkelebekleri) Karaciğerkelebekleri, parazitik olarak yaşayan yassısolucanlardır. Sil taşımazlar; ve Turbelleria benzeri atalarının hücreli epidermislerinin yerinde, altta yer alan hücreler tarafından salgılanan kalın bir kutikulaya sahiptirler. Bu kutikula, enzim işlevlerine karşı oldukça dayanıklıdır ve parazitik yaşam tarzına önemli bir uyumdur. Karaciğerkelebekleri, tipik olarak genellikle iki ya da daha fazla sayıda vantuza sahiptirler. Bu vantuzlar sayesinde kendilerini konaklarına tutundururlar (Şekil 24.25). Turbellari üyelerinki gibi fazla dallanma göstermeyen iki dallı sindirim boşluğuna sahiptirler. Vücutlarının büyük bir kısmı, iki ya da fazla sayıda testis, bir yumurtalık, yumurtalar bırakılmadan önce içerisinde depolandığı oldukça uzun ve kıvrımlı uterus ve vitellus bezinden oluşan üreme organları tarafından doldurulur.

Karaciğerkelebeklerinin bir takımının üyeleri, tatlısu ve deniz balıklarının derisi ya da solungaçları üzerinde ektoparazittir (dış parazit). Bu parazitik kelebeklerin bir kısmı, bazen konaklarının vücut açıklıkları içerisine girebilirler; diğer iki takımın üyeleri için tipik



24.25 Çin karaciğerkelebeği, *Opisthorchis sinensis*



24.26 Şistosoma hastalığından sorumlu kankelebeği olan *Schistosoma mansoni*

olan endoparazitlik (iç parazitlik) böyle bir başlangıçtan ortaya çıkmış olabilir.

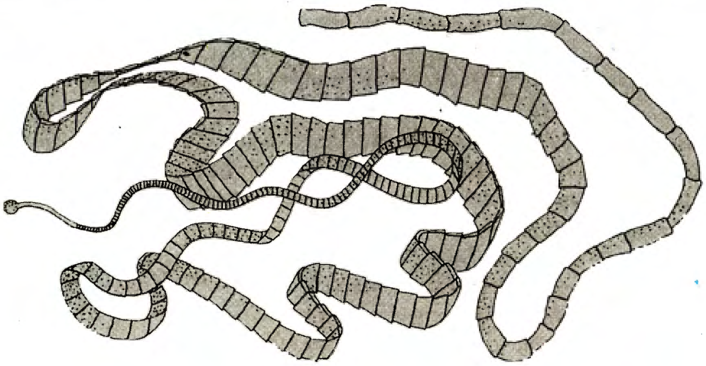
Endoparazit olarak yaşayan karaciğerkelebekleri, sayıları iki ile dört arasında değişen farklı konakları içeren oldukça karmaşık bir yaşam döngüsüne sahiptir. Tropiklerde yaygın olan *Schistosoma* cinsine ait kan karaciğerkelebeklerinden üç tür, birbirini izleyen iki konağa sahiptir. Ergin kankelebeği (Şekil 24.26), insanın bağırsağına yakın kan damarları içerisinde yaşar. Yumurta bırakmaya hazır olduğu zaman, bağırsak duvarındaki çok küçük kan damarlarından birisinin içine geçer. Kelebek, burada o kadar fazla yumurta bırakır ki damar yırtılarak yumurtalar bağırsak boşluğu içerisine dökülür ve buradan dışkıyla dışarıya taşınır. Eğer modern kanalizasyon sistemleri varsa, döngü burada sonlanır.

Fakat tropikal ülkelerin çoğunda, insan dışkısı gübre olarak sistemli bir şekilde kullanılmaktadır. Böylece, pirinç tarlalarındaki, sulama kanallarındaki ya da ırmaklardaki su içerisine geçen yumurtalar açılarak çok küçük silli larvalar ortaya çıkar. Larva, kendisine uygun türde bir salyangoz buluncaya kadar yüzer; eğer bir süre içerisinde doğru bir türe yerleşemezse ölür. Uygun bir salyangoz bulduğu zaman, bu konağın vücudunu delip içerisine girerek onun dokusuyla beslenir. Sonra, eşeysiz olarak çoğalır ve meydana gelen yeni bireyler, salyangozu terk ederek pirinç tarlası içerisindeki çamurda yürüyen bir çiftçinin ya da gölde yüzen bir çocuğun derisiyle temas edinceye kadar yüzmeye devam eder. Deriye kendilerini tutundururlar ve gidecekleri yönde deriyi sindirerek bir kan damarı içerisine girerler. Kan vasıtasıyla kalbe ve akciğere taşınır ve sonunda bağırsak damarlarına ulaşarak buraya yerleşir, olgunlaşır, yumurta koyar böylece yeni döngü başlar.

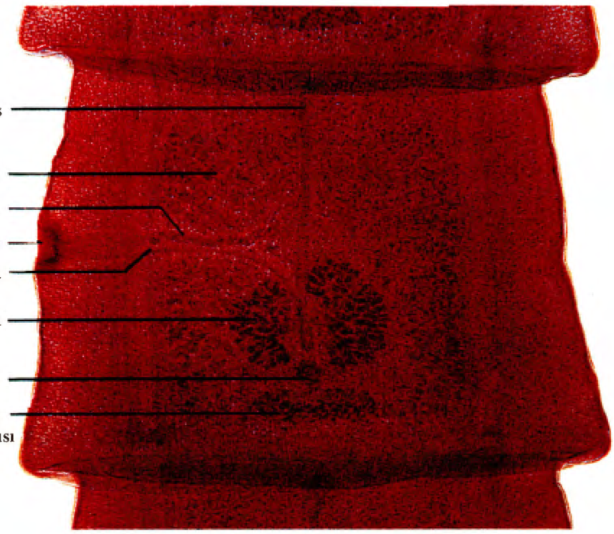
Schistosoma türleri, ***schistosomiasis*** adı verilen ve başlangıçta öksürmeyle, hapşırmayla ve vücut ağrılarıyla başlayıp dizanteri ve anemiyle devam eden ciddi hastalığa neden olurlar. Hastalık, hastanın gücünü o kadar fazla azaltırki hastalar zayıflamaya ve kilo kaybetmeye başlarlar; hastaların zayıf düşmesi onları daha duyarlı hale getirdiğinden genellikle ölüm, diğer hastalıklar nedeniyle ortaya çıkar. Schistosomiasis, günümüzde, en fazla yayılış gösteren ve insanları güçsüz bırakan hastalıklardan biridir; fakat bu hastalık yeryüzünün az gelişmiş ılıman bölgeleriyle sınırlı olduğundan Kuzey Amerika ve Avrupa'da yaşayanlar bu hastalığın varlığının farkına varmazlar.

Çin karaciğerkelebeği olan *Opisthorchis sinensis*'in üç konağı vardır. Konak olarak insanın karaciğerinde yaşayan ergin bireyler, yumurtalarını bırakır. Bu yumurtalar, safra ile bağırsak içerisine geçer ve dışkı ile dışarıya taşınır. Eğer yumurtalar suya geçerse, belirli salyangoz türleri tarafından yenir ve yumurtalar açılır. Larvalar, salyangozun lenf boşluğuna delik açarak buraya yerleşir ve burada eşeysiz olarak çoğalır. Yeni üretilen bireyler tüm yaşamanı salyangoz içerisinde geçirir; fakat onlarda eşeysiz çoğalırlar ve onların dölleri, salyangozu terk edip balığın derisini delerek, balığın kasları içerisinde sist haline geçer. Eğer birisi, çiğ ya da yeterince pişmemiş balık eti yiyecek olursa bireyin sindirim enzimleri sistin duvarını yıkar ve karaciğerkelebekleri, konağın kendi bağırsağı içinde serbest kalır. Bunlar, safra kanalı yoluyla karaciğere göç ederek karaciğere yerleşir ve yeni bir döngü başlar (insanda karaciğerin iyileşmeyecek kadar büyümesine, mide ağrılarına ve karın bölgesinde sıvı birikmek suretiyle şişkinliklere neden olur). Bu karaciğerkelebeğinin üreme döngüsünün tamamlanması için üç konak, yani salyangoz, balık ve insan gereklidir.

Sınıf Cestoda (Bağırsak Şeritleri) Ergin bağırsak şeritleri, (Şekil 24.27) hemen hemen her zaman omurgalıların bağırsağında iç para-



24.27 Bir tenya
Vücut, küçük bir baş ve boyun ile bunları izleyen proglottit adı verilen çok sayıda segmentten oluşmuştur. Proglottitler olgunlaştığında koparak ayrılır ve konağın dışkısına geçerek dışkıyla birlikte dışarıya atılır. Yeni proglottitler, boynun hemen gerisinden üretilir.





24.28 *Taenia pisiformis* adı verilen köpek tenyasının skoleks ve proglottitleri
Solda: Olgun bir proglottit. Sağda: Skoleks, boyun ve bazı proglottitler. Skoleks üzerindeki kanca ve vantuzlara dikkat ediniz.

zit olarak yaşarlar. Bununla birlikte, yaşam döngüsünde, türe bağlı olarak omurgasız ya da omurgalı olabilen genellikle bir ya da iki arakonak yer alır. Bu parazitlerin, en iyi bilineni sığır tenyasıdır. Sığır tenyasının arakonağı sığır, ana konağı insandır.

Şeritler, parazitik yaşam tarzı için birçok özel uyumsal özellik gösterirler. Şeritler, serbest yaşayan atalarının epidermisi yerine, karaciğer kelebeklerindeki gibi dayanaklı bir kutikulaya sahiptirler. Ağız ve sindirim kanallarını ikincil olarak kaybetmişlerdir. Konaklarının bağırsağı içerisindeki besinlere gömülü olarak bulunduklarından, daha önceden sindirilmiş besinleri, genel vücut yüzeyleriyle absorblarlar. Hiçbir hücre, yüzeyden çok uzakta olmadığından, muhtemelen aktif taşıma yoluyla etkinliği artırılan difüzyon, tüm hücrelere besin sağlamada yeterli olmaktadır.

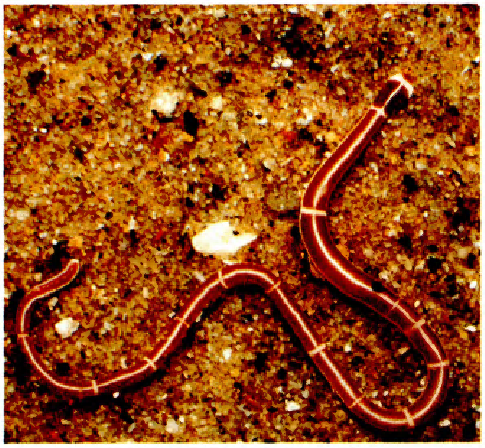
Küçük bir ampül şeklinde olan ve ***scolex*** adı verilen şeritin baş kısmı, genellikle vantuzlar ve çoğunluklada solucanı konağın bağırsak duvarına tutunduran kancalar taşır (Şekil 24.28, sağda). Skoleksin hemen gerisinde yer alan boyun bölgesini, çok uzun bir şerit şeklindeki gövde izler (sığır tenyası bazen 23 m, balık tenyası 18 m ve domuz tenyası 8 m kadar uzunluğu erişebilir). Bu uzun gövde genellik-

le enine boğumlanmalarla ***proglottid*** adı verilen bir seri enine segmente bölünmüştür (Şekil 24.28, solda).

Her bir proglottit aslında bir üreme kesesidir; herbiri hem erkek hem de dişi organları içerdiğinden ***hermafrodittir***. Sperm hücreleri, genellikle aynı hayvanın daha önde yer alan progottitlerinden gelir ve eşeysel deliğe girerek yumurta hücrelerini döller. Bu hücreler, daha sonra vitellus bezinden gelen yumurta sarısı ile donatılır ve bir kabuk içine alınırlar. Aynı bağırsak içerisinde başka bir şerit yoksa, gerçek eşeyli çoğalma (rekombinasyon) şansı yoktur; eğer bu organizmalar hermafrodit olmasaydı, hiçbir zaman başarılı bir şekilde çoğalamayacaklardı. Gelişmeye başlayan döllenmiş yumurtalar, uretusta depolanır. Yumurtalarla dolmaya başlayan uterus, olgun bir proglottidin büyük bir kısmını doldurur. Sonunda, uterus dışındaki tüm eşey organları bozulur ve solucandan koparak ayrılan olgun proglottit, dışkıyla birlikte konağın vücudundan dışarıya atılır. Olgun proglottitler, solucanın arka ucundan salınırken yenileri boynun hemen gerisinden üretilir. Tek bir olgun proglottit 100.000'den daha fazla yumurta içerebilir ve bir solucan, yılda 600 milyondan daha fazla yumurta üretebilir.

Eğer uygun bir arakonak, şerit yumurtalarını içeren dışkı ile bulaşmış besinleri yiyecek olursa, enzimleri yumurtanın kabuğunu sindirir. Böylece serbest kalan embriyo, konağın bağırsak duvarını delerek kan damarlarına girer ve kan yoluyla kaslara taşınarak orada sist haline geçer. Eğer birisi, bu ara konağın (örneğin, sığır, domuz ya da balık) etini çiğ ya da az pişmiş olarak yiyecek olursa sistin duvarı sindirilir, genç şeritler bağırsak duvarına tutunur ve bol besinle beslenerek, büyür, yumurta üretir böylece yeni bir döngü başlar.

Bağırsak şeritlerinde, hemen hemen tüm yüksek hayvan gruplarını karakterize eden bir gelişim staretijisi olan bölümlere ayrılarak gelişme olayının ilk belirgin işaretlerini görmekteyiz: Bu olayda, önce bir dizi birbirine benzer segment ya da somit üretilir; bunların herbiri, anteriyor-posterior eksen boyunca vücudun bir bölümünü meydana getirir, daha sonra, uygun üye ve organları meydana getirmek için özelleşmeler gerçekleşir.



24.29 Bir nemertin solucan, *Tubulanus annulatus*

NEMERTEA (HORTUMLU SOLUCANLAR)

Nemertea şubesi üyeleri ince uzun solucanlar olup (Şekil 24.29) vücudun ön ucunda yer alan tüp şeklindeki bir boşluk içinde bulunan kaslı, çok uzun bir hortum ile tanınırlar. Dışarıya doğru pörtleyebilen yani içi dışına dönebilen bu hortum, av yakalamada ve savunmada kullanılır. Çoğunlukla, solucanın vücut uzunluğunun iki ya da daha fazla katı uzunlukta olan bu hortum, kılıfı içerisinde bulunurken kısmen kıvrılmış olarak durur. Bu solucanlar, Amerika Birleşik Devletleri'nin hem Atlantik hem de Pasifik kıyılarında yaygındırlar. Hortumlu solucanlar, genellikle taşların, kabukların, deniz yosunlarının altında bulunurlar; ya da sığ sulardaki çamuru ve kumu delerek içerisine girerler.

Nemertinler, sinir sistemleri bakımından, silli epidermise, katı mezoderme ve alev hücrelerinden oluşan boşaltım sistemlerine sahip olma gibi diğer birçok yönden yassısolucan olan Turbellaria'ya (onların büyük bir olasılıkla ataları) benzerlik gösterirler. Fakat şimdiye kadar karşılaşmadığımız iki önemli özellik bakımından, onlar-

dan farklılık gösterirler. Birincisi, ağız ve anüs olarak iki açıklığa sahip olan ***tam bir sindirim sistemine*** sahip olmalarıdır. Böyle bir sistem, farklı işlevler için artarda dizilmiş odacıkların özelleşmesini olası kılar ve besinlerin bir hat boyunca işlenmesine izin verir. İkincisi, maddelerin vücudun bir kısmından başka bir kısmına taşınmasını kolaylaştırdığı varsayılan basit kan dolaşımı sistemine sahip olmalarıdır.

GNATHOSTOMULİDA (ÇENELİ SOLUCANLAR)

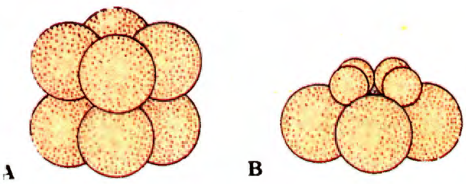
İlk olarak 1956 yılında tanımlanan Gnathostomulida şubesinin üyeleri, küçük, serbest yaşayan, denizel solucanlardır. Bu hermafrodit solucanlar, detritus bakımından zengin kumlar içerisinde yaşarlar ve özelleşmiş bir çift çeneye sahiptirler. Sölenterlerden ziyade, psedosölomat olan Gastrotricha şubesine daha yakın akraba olabilirler.

PROTOSTOMİA VE DEUTEROSTOMİA DALLANMASI

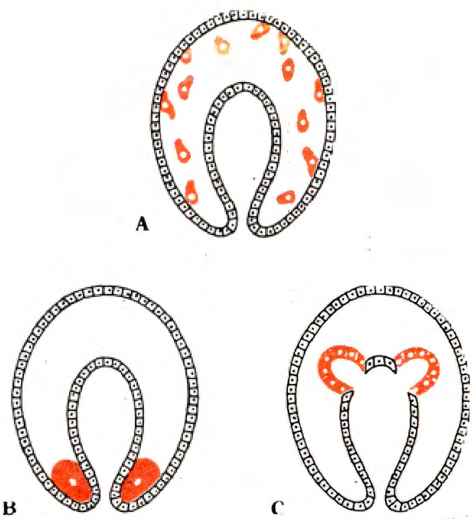
On üçüncü bölümde, gastrulasyon süresince oluşan ve arkenteron adı verilen embriyonik boşluğun, ergin hayvanda sindirim kanalı oluşturduğunu gördük. Fakat arkenteron, dışarıya açılan ve blastopor adı verilen tek bir deliğe sahiptir. Sölenterler ve yassısolucanlar gibi hayvanlarda sindirim kanalı gastrovaskuler boşluk şeklindedir ve blastopor, hem ağız hem de anüstür. Bununla birlikte embriyologlar, embriyonik blastoporun nemertinlerde ağızı oluşturduğunu, anüsün tamamıyla yeniden oluşan bir delik olduğunu göstermiştir. Bu, yuvarlaksolucanları, yumuşakcaları ve halkalısolucanları içeren diğer birçok hayvan grubunda da rastlanan durumdur. Fakat, Echinodermata ve Chordata gibi çok önemli iki büyük grubun da aralarında bulunduğu birkaç şubede, durum tersinedir: embriyonik blastopor anüs olur ve ağız yeniden oluşan bir deliktir.

Embriyonik gelişimdeki bu temel farklılık, hayvanlar aleminde bilateral simetrili atadan hemen sonra büyük bir ayrılma olduğunu göstermektedir. Bir evrimsel hat, blastoporu ağız olan tüm şubelere gider; bu şubelere genellikle ***Protostomia*** (Yunanca'da *protos* "ilk" ve *stoma* "ağız") adı verilir. Diğer evrimsel hat, blastoporu anüs olan şubelere gider ve yeni ağız meydana getirilir. Bu şubelere ***Deuterostomia*** (Yununca'dan *deuteros* "ikinci" ya da "sonra" ve *stoma*) adı verilir.

Tahmin edileceği gibi eğer Protostomia ve Deuterostomia, evrimlerinin çok erken dönemlerinde birbirlerinden ayrılmışlarsa, ağız ve anüs oluşum tarzının yanında birtakım diğer temel karakterler bakımından da farklılıklar gösterirler. Onların arasındaki bir diğer temel farklılık, Protostomia'da ilkin segmentasyon evrelerinin "determinate", Deuterostomia'da "indeterminate" tipte oluşudur; yani, Protostomia üyelerinin embriyolarının ilk birkaç hücresinin, geliştiğinde ne olacağı (kaderi) en azından kısmen belirlenmiştir, ve eğer bu hücreler ayrılacak olursa, onlardan hiçbirisi tam bir birey meydana getiremez; halbuki Deuterostomia üyelerinin embriyolarının ilkin birkaç hücresinin kaderi belirlenmemiştir; ve eğer ayrılacak olursa, herbir hücre, normal bir bireye gelişebilir (birbirinin aynı olan ikizler olabilir). Ayrıca, bu iki grup, segmentasyon tarzında da çarpıcı farklılıklar gösterir. Protostomia üyelerinin segmentasyonunda ilk



24.30 Radyal (ışınsal) ve spiral segmentasyon modelleri
(A) Radyal segmentasyon, Deuterostomia'ya özgüdür. İki tabakanın hücreleri, biri doğrudan diğerinin üzerinde olacak şekilde dizilmiştir. (B) Spiral segmentasyon, Protostomia'ya özgüdür. Üst tabakadaki hücreler, alt tabakanın hücreleri arasındaki köşelere oturmuştur.



24.31 Mezoderm oluşumunun farklı modelleri
(A) Işınsal simetri gösteren şubelerde mezoderm (renkli hücreler), ektodermden köken alan ve içeriye doğru göçen hücrelerden meydana gelir. Protostomia'ya ait şubelerin mezoderminin az bir kısmıda aynı yolla oluşur. (B) Protostomia'ya ait şubelerin çoğunda tek bir başlangıç hücresi (şekilde gösterilmemiştir) iki primordiyal hücre oluşturmak üzere bölünür. Endoderm ile ektoderm arasındaki bağlantı yerinde, blastopora (ilkin ağıza) yakın olarak yer alan bu hücrelerin bölünmesiyle mezoderm meydana gelir. (C) Deuterostomia'ya ait şubelerde mezoderm, arkenteronun (ilkin bağırsak) endoderm duvarından oluşan bir çift cepten meydana gelir.

bölünme düzlemleri, genellikle embriyonun kutup eksenine[6] eğiktir ve bu durum, hücrelerin spiral dizilmesine yol açar. Halbuki Deuterostomia üyelerinin segmentasyonunda ilk bölünme düzlemleri, kutup eksenine ya dik ya da paraleldir; böylece hücreler, ışınsal (radyal) dizilim gösterirler (Şekil 24.30). Bu bölümde daha sonra göreceğimiz gibi, bu iki grupta görülen temel larva tipleri de farklıdır.

Protostomia ve Deuterostomia şubelerinin arasındaki bir diğer temel farklılık, embriyodaki mezodermin kökeninde görülür. Işınsal simetri gösteren şubelerin mezodermi, ektodermden köken alıp içeriye göç eden hücrelerden ortaya çıkar. Protostomia'da da mezodermin çok az bir kısmı bu yolla oluşmasına karşın, Deuterostomia'da genellikle böyle değildir. Protostomia'da mezodermin çoğu, Deuterostomia'da ise tümü, ektoderm yerine endodermden köken alır. Bununla birlikte bu mezoderm, Protostomia'da, blastoporun yakınında yer alan tek bir başlangıç hücresinden türeyen hücrelerin büyüyerek oluşturduğu bir katı kitle olarak ortaya çıkar (Şekil 24.31 B); halbuki Deuterostomia'da (omurgalılar hariç) mezoderm, Bölüm 13'te gördüğümüz gibi, bağırsak duvarının cep şeklinde katlanmasıyla meydana gelir[7].

Önceki olayla ilişkili olarak bir diğer farklılıkta, eğer varsa, sölomun oluşum tarzıyla ilgilidir. Gerçek sölom, sindirim kanalı ve vücut duvarı arasında yer alan ve mezoderm tarafından tamamıyle çevrilen bir boşluk olarak tanımlanır. Sölom boşluğuna sahip Protostomia üyelerinde bu boşluk, genellikle başlangıçta katı bir kitle olan mezodermin yarılmasıyla ortaya çıkar. Bunun tersine, Deuterostomia üyelerinde sölom, arkenteron (ilkin bağırsak) duvarının dışa doğru çökmesiyle meydana gelen mezodermal ceplerin içerisindeki boşluk olarak ortaya çıkar[8].

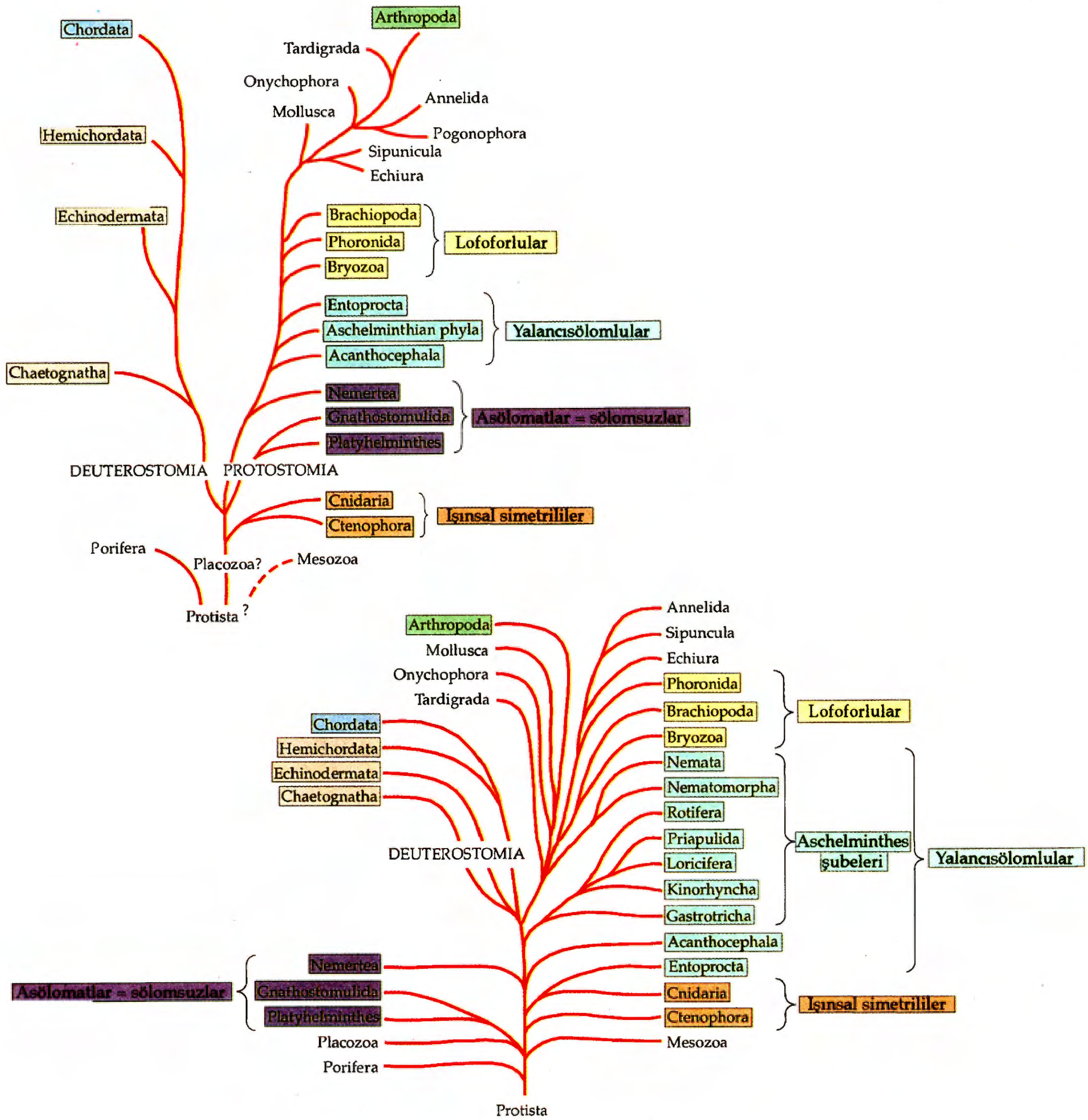
Tekrarlayacak olursak, Protostomia ve Deuterostomia üyeleri, embriyonik blastoporun kaderi, segmentasyonun determinate ve indeterminate tipte olması, mezoderm ve sölomun (eğer varsa) kökeni ve oluşum şekli ve larva tipi bakımından çok belirgin farklılıklar gösterirler. Bir örnek verecek olursak Protostomia üyelerinin görme reseptörleri, genellikle reseptör organel olarak özelleşmiş mikrovilluslara sahiptirler, oysa Deuterostomia üyelerinde bulunan analog organel, özelleşmiş sillerden oluşmuştur.

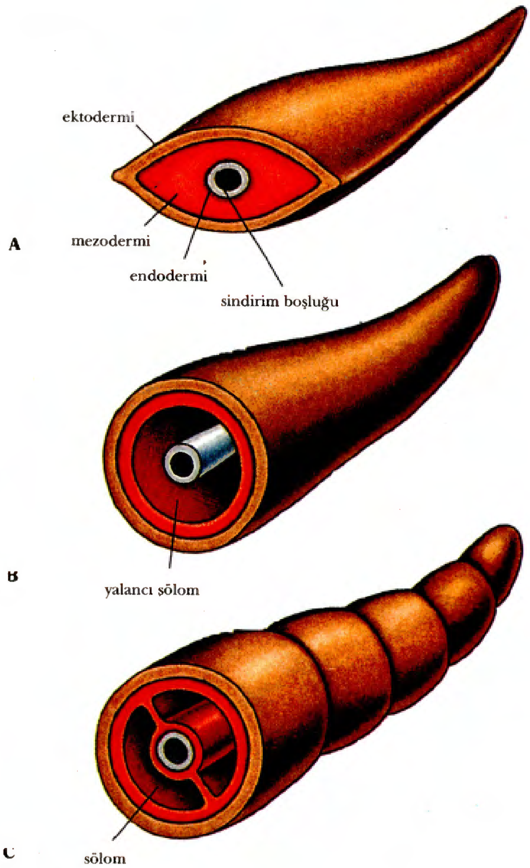
Şekil 24.32'de çizilmiş olan geleneksel filogenetik ağaç şekli, hayvan şubeleri arasındaki evrimsel akrabalık ilişkisini yansıtan birçok olası yaklaşımdan birisini göstermektedir. Şekil 24.33, Deuterostomia'nın dallandığı yeri biraz daha sonraya bırakan başka bir yaklaşımı göstermektedir. Omurgasızların filogeni problemini aydınlatmak için, ayrıntılı sekans analizi henüz uygulanmamıştır.

PSEUDOSÖLOMLU (YALANCISÖLOMLU) PROTOSTOMIA

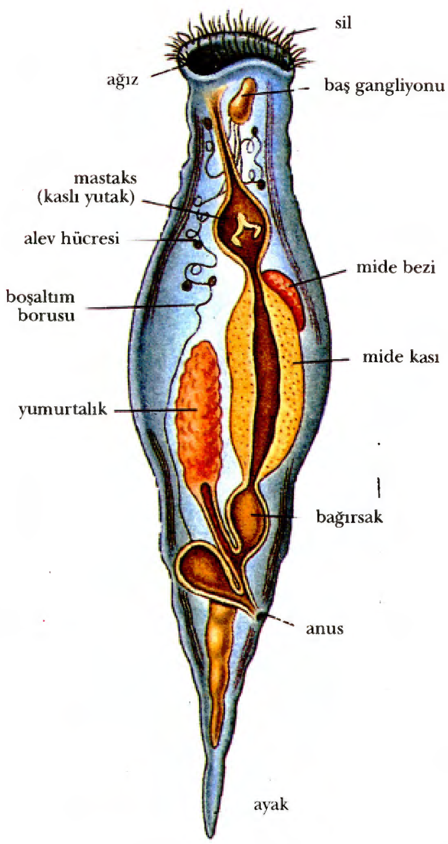
Birkaç Protostomia şubesinde vücut boşluğu, işlevsel olarak söloma analogtur (benzerdir); fakat kendisi kısmen ektodermle kısmen de

[6] Kutup ekseni, animal ve vejetatif kutuplar arasında uzanır.
[7] Gerçekte, endodermden mezodermin meydana gelişi ile ilgili çeşitli diğer birçok yol vardır; fakat, embriyologlar onları, burada değinilen iki olayın biri ya da diğerinin değişikliğe uğramasıyla geliştiğini varsayarlar.
[8] Başlangıçta katı bir kitle halinde olan mezodermin yarılmasıyla meydana gelen söloma, şizosölom adı verilir. Mezodermal cep oluşturulmasıyla ortaya çıkan, cep içerisindeki boşluğa enterosölom adı verilir. Sölom boşluğuna sahip olan protostomia üyelerine bazen şizosöllü şubeler; Deuterostomia üyelerine de entresöllü şubeler denir.


Chordata
Hemichordata
Echinodermata
Chaetognatha
Arthropoda
Tardigrada
Onychophora
Mollusca
Annelida
Pogonophora
Sipunicula
Echiura
Brachiopoda
Phoronida
Bryozoa
Lofoforlular
Entoprocta
Aschelminthian phyla
Acanthocephala
Yalancısölomlular
Nemertea
Gnathostomulida
Platyhelminthes
Asölomatlar = sölomsuzlar
DEUTEROSTOMIA
PROTOSTOMIA
Cnidaria
Ctenophora
Işınsal simetrililer
Porifera
Placozoa?
Mesozoa
Protista ?
Arthropoda
Mollusca
Onychophora
Tardigrada
Chordata
Hemichordata
Echinodermata
Chaetognatha
DEUTEROSTOMIA
Annelida
Sipuncula
Echiura
Phoronida
Brachiopoda
Bryozoa
Lofoforlular
Nemata
Nematomorpha
Rotifera
Priapulida
Loricifera
Kinorhyncha
Gastrotricha
Aschelminthes şubeleri
Yalancısölomlular
Acanthocephala
Entoprocta
Cnidaria
Ctenophora
Işınsal simetrililer
Mesozoa
Asölomatlar = sölomsuzlar
Nemertea
Gnathostomulida
Platyhelminthes
Placozoa
Porifera
Protista



24.34 Asölomat, pseudosölomat ve sölomat vücut tiplerinin şematik resimleri
(A) Asölömat vücut. Vücut boşluğu yoktur; ektoderm ve endoderm arasındaki tüm alan, katı mezoderm kitlesiyle doldurulmuştur. (B) Pseudosölomat vücut. İşlevsel bir vücut boşluğu vardır; fakat tamamıyla mezoderm tarafından çevrelenmemiştir. (C) Sölomat vücut. Vücut boşluğu, tamamıyla mezoderm tarafından çevrelenmiştir.



24.35 Bir rotifer kesiti

endodermle çevrili olduğundan, tamamıyla mezodermle çevrilmiş olan gerçek sölomdan farklıdır. Böyle bir boşluğa ***pseudocoelom*** (***yalancısölom boşluğu***) (Şekil 24.34) adı verilir. Pseudosölom, gerçekte, embriyonik blastosölün kalıntısıdır.

Birçok biyolog yalancısölomlu Protostomia üyelerini, Acanthocephala, Entoprocta ve Aschelminthes olmak üzere üç şube olarak kabul eder. Fakat bugünkü eğilim, Aschelminthes olarak tek bir şube halinde sınıflandırılan organizmaları, altı ayrı şubeye bölme yönündedir. Kolaylık olsun diye, biz bu şubeleri grup olarak ele alıp tartışacağız.

Acanthocephala şubesinin ergin bireyleri, omurgalıların sindirim kanalında endoparazittir; larvaları, omurgasızların vücudu içerisinde yaşar. Bu hayvanlar, geriye kıvrık bir seri kancalarla donatılmış bir hortuma sahip olduklarından, genellikle dikenli başlı solucanlar olarak adlandırılırlar. Sindirim kanalları yoktur.

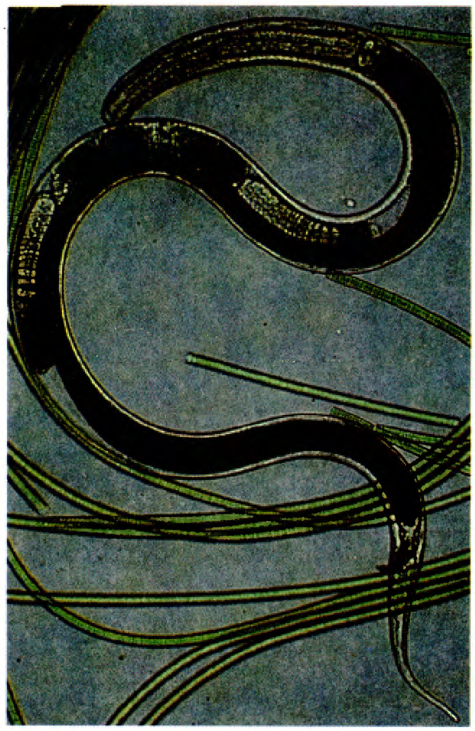
Entoprocta şubesinin üyeleri, oldukça küçük, ve sesil olup çoğunluğu bir sapla kayalara, kabuklara, yığınlara ya da yengeç ve sünger gibi hayvanlara tutanarak yaşayan denizel hayvanlardır. Çoğu koloni oluşturur. Sindirim kanalları U-harfi şeklindedir ve hem ağız hem de anüs silli tentaküllerinin oluşturduğu halkanın iç tarafına açılır. Diyatome ve protozoa gibi küçük planktonlarla beslenirler.

ASCHELMİNTHES ŞUBELERİ

En geniş ve en önemli pseudosölomat şubeleri, Aschelminthes grubunda yer alanlardır. Bu şubeler, başı çok belirgin olmayan, düz ya da kısmen kıvrık tam bir sindirim kanalına sahip ve kutikulası olan, genellikle küçük solucan benzeri hayvanları içerir. Solunum ve dolaşım sistemleri yoktur. Sadece kendilerine özgü özel tipte boşaltım sistemine sahip olan yuvarlaksolucanlar dışındaki birçok şubede alev hücrelerinden oluşan boşaltım sistemi vardır. Biz bu şubelerden sadece ikisini, Rotifera ve Nemata'yı tartışacağız.

Rotifera Rotiferler—ya da yaygın olarak kullanılan adıyla tekerlekli hayvanlar— mikroskobiktir ve vücutlarının ön ucunda sil çelengi taşıyan genellikle serbest yaşayan sucul hayvanlardır (Şekil 24.35). Siller genellikle bir halka şeklinde dizilmişlerdir ve çırpıldıklarında dönen bir tekerlek görünümü verirler; bu nedenle sınıf, bu ismi alır. Beslenirken, rotiferler, vücudun posterior ucunda yer alan ve gittikçe daralan ayaklarıyla kendilerini tespit ederler ve çarpan siller, suyu ağız içerisine sürükler. Bu durumda, çok küçük birhücreli hayvanlar ve algler karmaşık yapılı kaslı farinks içerisine sürüklenir ve burada çene şeklindeki yedi adet sert yapı tarafından öğütülürler. Rotiferlerin ayırt edici bir özelliği olan bu karmaşık yapılı farinkse mastaks adı verilir.

Tatlısu rotiferleri çok boldur. Mikroskop altında birhücreli hayvanları incelemek için bakılan bir damla su içerisinde, herkes, bu ilginç hayvanlardan bir ya da daha fazlasını görebilir. Gerçekten de, onların çoğu birhücreli hayvanlardan daha büyük değildir; ve ilk defa karşılaşan birisi için onların çok hücreli olduğunu anlaması oldukça zordur.

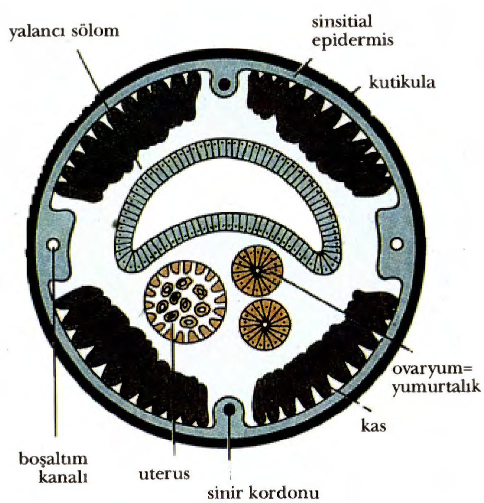


24.36 Bir canlı yuvarlaksolucan, kendi besini olan siyanobakteriler (*Oscillatrosia*) arasında görülüyor

Nemata (yuvarlaksolucanlar) Yuvarlaksolucanlar, her iki uçta gittikçe daralıp sivrileşen ince-uzun yuvarlak bir vücuda sahiptirler (Şekil 24.36). Yassısolucanların aksine sil taşımazlar. Vücut, kalın bir kutikula ile kaplıdır (Şekil 24.37). Vücut duvarındaki epidermis tabakasının hemen altında uzunlamasına kas demetleri yer alır; halka kaslar bulunmaz. Halka kasların bulunmayışı ve kalın kutikula, solucanın yapabileceyi hareket tiplerini kısmen kısıtlar; ve genellikle rastgele sağa sola kıvrılarak etkisiz bir şekilde hareket ederler.

Sindirim kanalının duvarı, tek tabakalı endodermal hücrelerden oluşmuştur; genellikle bağırsak çevresinde kas tabakası bulunmaz (bazen, posterior uçtakiler dışında). Bağırsak ve vücut duvarı arasında, sıvı dolu boşluk yer alır. Şekil 24.37'den de görebileceğimiz gibi, bu boşluk, iç taraftan bağırsağın endoderm duvarıyla; dış taraftan kısmen mezodermal kas bantlarıyla ve kısmen de (kas bantları arasında) vücut duvarının ektoderm tabakası ile çevrilmiştir. Boşluk, tamamen mezoderm tarafından çevrilmediğinden sölom değil pseudosölomdur.

Yuvarlaksolucanlar, son derece yaygındır ve hemen hemen her çeşit habitatta bulunurlar. Toprak içerisinde ya da suda serbest yaşayan yuvarlaksolucanların çoğu oldukça ufak ve genelliklede mikros-



24.37 Bir yuvarlaksolucanın enine kesitinin şematik şekli



24.38 Kas içerisinde sist haline geçmiş olan *Trichinella spiralis*'in fotoğrafı



24.39 Phoronida şubesine ait solucanlardan *Phoronis hippocrepia*

kobiktir. Bir kürek bahçe toprağı, milyonlarca ya da daha fazla sayıda; gölden alınan bir kova su da genellikle bununla karşılaştırılabilecek sayıda yuvarlaksolucan içerebilir. Diğer birçok yuvarlaksolucan türü, hem bitki hem de hayvanların iç parazitidir; bunlarda çoğunlukla küçüktür; fakat bazıları bir metre uzunluğa ulaşabilir. Yuvarlaksolucanlar öyle çok sayıdadırlar ve öylesine geniş yayılım gösterirler ki biyolog N.A. Cobb aşağıdaki yazıyı yazmıştır:

> Eğer yuvarlaksolucanlar dışındaki tüm maddeler dünyadan silip süpürülecek olsaydı, dünyamız yine de bulanık olarak görünecekti; ve şekilsiz ruhlar olarak dağların, tepelerin, vadilerin, ırmakların, göllerin ve okyanusların yuvarlaksolucan tabakasıyla kaplı olduğunu görecektik. Her insan kitlesi, belirli bir yuvarlaksolucan kitlesine karşılık geleceğinden, şehirlerin yeri çözülebilecekti. Ağaçlar, bizim sokaklarımızı, yollarımızı simgeleyen ruh sıraları şeklinde duruyor olacaktı. Çeşitli bitkilerin ve hayvanların yerleştikleri yerler çözülebilecekti ve eğer yeterli bilgiye sahip olsaydık, birçok durumda, onların önceden paraziti olduğu yuvarlaksolucanların incelenmesiyle bu bitki ve hayvanların türleri bile tespit edilebilirdi[9].

Kültür bitkileri üzerinde parazit olarak yuvarlak solucanlar, milyonlarca dolarlık yıllık kayıba neden olurlar. İnsanda parazit olan diğer türler, bazı ciddi hastalıklara neden olur. Örneğin, *Trichinella spiralis,* çoğunlukla yeterince pişmemiş domuz eti yemekle bulaşan trichinosis (trişinosis) hastalığına neden olur. *Trichinella*'nın ergin bireyleri, aralarında domuzunda yer aldığı birçok memeli hayvan türünün ince bağırsağında yaşar. Dişi bireyleri, ince bağırsağın duvarını delerek genç larvaları (larvalar, dişi bireyin uterusu içerisinde yumurtadan çıkmıştır), konaklarının lenf damarları içerisine koyarlar. Bu larvalar, lenf ve kan yoluyla vücudun tüm kısımlarına taşınır. Daha sonra, larvalar damarları delerek dışarı çıkar ve sonunda her organa ya da dokuya girerler. Bununla birlikte, sadece iskelet kaslarının içerisine girenler (özellikle diyafram, kaburga, dil ve göz kaslarına) yaşamlarını sürdürür. Kas içerisinde yaklaşık bir milimetre büyüklüğe kadar genişler ve sonra, kıvrılarak sist haline geçerler (Şekil 24.38); sistin kalın duvarı, konağın dokusu tarafından oluşturulur. Eğer böyle bir sisti içeren yeterince pişmemiş domuz eti insan tarafından yenecek olursa, sistin duvarı sindirilir ve solucanlar, konağın bağırsağı içerisinde gelişimlerini tamamlarlar. Ergin solucanlar, sonra, bağırsak duvarındaki lenf damarları içerisine larvaları bırakır ve bu larvalar domuzda olduğu gibi, konağın vücudunda hareket ederek sonunda kasların içerisinde sist haline gelir.

Trişinosisin ortaya çıkardığı arazların çoğu larvaların göçü sırasında olur; bir enfeksiyonun ardından vücutta yarım milyar ya da daha fazla delik oluşabilir. Belirtileri arasında, ızdırap verici kas ağrıları, ateş, kansızlık, zayıflık ve bazen belirli bölgelerde şişkinlikler yer alır. Bazı hastalar ölür ve bunlar, kalıcı kas bozukluklarına dayanamazlar. Bu hastalığın önlenmesi oldukça basittir: domuz eti, sist halindeki larvalar öldürülünceye kadar pişirilmelidir. *Trichinella*'nın gelişmiş ülkelerde oldukça nadir olarak rastlanması, işin güzel yanıdır.

İnsanda parazit olan diğer yuvarlaksolucanlar arasında bulunanlar şunlardır: (1) *Ascaris,* sindirim kanalında yaşayan ve uzunluğu 30 cm. kadar olabilen büyük bir solucandır. Bıraktığı yumurtalar konağın dışkısıyla dışarıya taşınır ve bu dışkı ile kontamine topraklarda

[9] R. Buchsbaum'un Animals without Backbones (İkinci baskı; University of Chicago Press, 1948) ss. 156-57'eserinde bahsedilmiştir.

yetişen sebzeler yeterince yıkanmadan yendiğinde, solucan yeni konaklara geçer. (2) Kancalıkurt, ılıman kuşakta geniş yayılış gösteren küçük bir solucandır ve genellikle yumurta içeren dışkılarla kontamine olmuş topraklarda çıplak ayakla dolaşırken yakalanılır ve insanı halsiz bırakan çeşitli hastalıklara neden olur.(3) Kılkurdu, kancalıkurt gibi okul çağındaki çocuklarda yaygındır. Genellikle bu çocuklar, yumurta taşıyan kirli ellerini ağızlarına sokmakla bu parazitle enfekte olurlar. (4) Filhastalığı solucanı, tropikal ve subtropikal bölgelerde belirli sivrisineklerin ısırması ile yayılış gösteren, bir parazittir. Bu solucanlar, lenf sisteminde yaşarlar ve burada lenf akışını engelleyecek kadar fazla sayıda birikebilirler; enfekte olmuş vücut kısımlarında sıvıların birikmesine ve çoğunlukla anormal şişkinliklere (elefantiasis = filhastalığı) neden olurlar(bkz. Şekil 30.19, s.861).

SÖLOMLU (COELOMAT) PROTOSTOMİA

Yukarıda tartışılanlardan birisi dışındaki tüm Protostomia şubeleri, gerçek sölom boşluğuna sahiptir; ve çoğu grupta sölom, başlangıçta katı bir kitle halinde olan mezodermin yarılmasıyla ortaya çıkar. Hepsinin sindirim sistemi tamdır ve çoğu, çok iyi gelişmiş dolaşım, boşaltım ve sinir sistemlerine sahiptir.

LOFOFORLU ŞUBELER

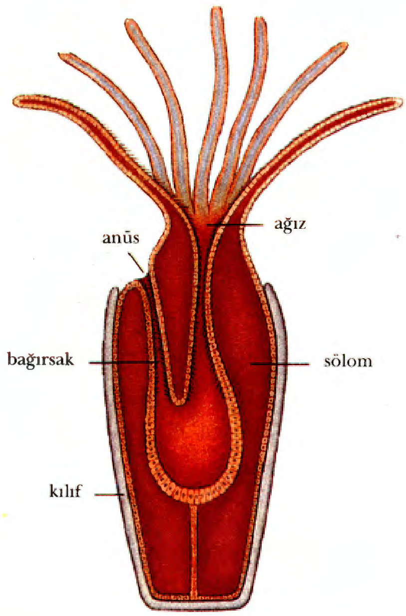
Lophophore adı verilen, ekseriyetle atnalı şeklinde bir katlantı olan, ağızın etrafını çeviren ve çok sayıda silli tentakül taşıyan yapıya sahip olmaları nedeniyle birbirine benzerlik gösteren Phoronida, Bryozoa ve Brachiopoda olmak üzere üç küçük şube vardır. Lofofor, bir beslenme aygıtı olup tentaküllerindeki sillerin yarattığı su akıntısı planktonları, küçük organik madde partiküllerini ağız içerisine uzanan oluğa sürükler.

Lofofor taşıyan şubelerin tüm üyelerinin hepsi suculdur ve çoğu denizlerde yaşar. Erginler genellikle sesildir ve çevrelerine koruyucu bir kılıf, tüp ya da kabuk salgılarlar; larvalar ise sillidir ve serbest yüzerek yaşarlar. Phoronida ve Bryozoa üyeleri ile bazı Brachiopoda üyelerinde sindirim kanalı U-harfi şeklindedir; anüs, tentakül çelenginin dış kısmında yer alır.

Phoronida şubesi, salgıladıkları tüp içerisinde yaşayan solucan benzeri hayvanlar olup sadece 15 türe sahiptir (Şekile 24.39). Bu hayvanlar, ya kumları delerek içine girerler ya da sığ denizlerde yer alan kayalar, kabuklar ve diğer cisimler üzerine tutunurlar.

Bryozoa (ya da Ectoprocta) üyelerine genellikle yosun hayvanları adı verilir. Çok küçük (ekseriyetle yarım milimetreden daha küçük uzunlukta), koloni halinde yaşayan ve sesil olan bu hayvanlar, sadece lofofor taşıyan ucu açık olan bir kılıf ile çevrilmişlerdir (Şekil 24.40). Sölomlu diğer birçok Protostomia üyesinin aksine, bu hayvanlar hem boşaltım hem de dolaşım sisteminden yoksundurlar. Daha önceleri aynı şube içerisinde değerlendirildikleri Entoprocta şubesine yüzeysel olarak benzerlik gösterirlerse de Entoprocta şubesi üyeleri, sölom yerine pseudosöloma sahiptirler ve onların anüsü tentaküllerin oluşturduğu halkanın[10] iç kısmında yer aldığından gerçek lofofor değildir.

[10] "Entoprocta" ismi anüsü içeride, yani tentakül çelenginin içinde, "Ectoprocta" ismi anüsü dışarda yani tentakül çelenginin dışında anlamına gelmektedir.



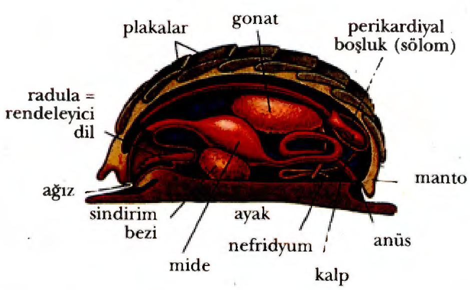
24.40 Bir Bryozoa üyesinin vücudunun boyuna kesitinde U-harfi şeklindeki sindirim kanalı görülüyor Tentaküllerin dizildiği halkanın dış kısmında, sol tarafta anüs yer alır.



24.41 Bir Brachiopoda üyesi olan *Terebratulina* Maine'den toplanan bu kuzey kandilkabuklusunun biçimi, eski Romalıların kandillerini andırmaktadır. Brachiopoda üyeleri, kendilerini genellikle bir sap aracılığı ile zemine bağlarlar.



24.42 Kiton
Kitonun kabuğunu oluşturan plaka serisine dikkat ediniz.



24.43 Kitonun yandan görünüşü

Brachiopoda üyeleri, yüzeysel olarak yumuşakçalara benzeyen kabuklu hayvanlardır ve eski Romalıların yağ lambalarına benzerlik gösteren bir kabuğa sahip olduklarından genellikle lamba kabuklular olarak isimlendirilirler (Şekil 24.41). Genellikle, etli (dolgun) bir sap aracılığıyla okyanusun tabanına kalıcı olarak bağlanırlar. Yaşayan 260 dolayında Brachiopoda türü vardır; fakat 30.000'den daha fazla fosil türü bilinmektedir. Paleozoyik'te, denizlerde en yaygın olarak bulunan hayvanlar arasındaydılar.

Lofofor taşıyan şubelerin diğer şubelerle olan akrabalık ilişkileri hakkında çok az şey bilinmektedir.

MOLLUSCA (YUMUŞAKÇALAR)

Mollusca şubesi, hayvanlar aleminin ikinci büyük şubesidir; yaşayan yaklaşık 50.000 türe ve 35.000 fosil türe sahiptir. En iyi bilinen yumuşakcalar arasında salyangozlar (sümüklü böcekleride kapsar), midyeler, mürekkepbalıkları ve ahtapotlar yer alır. Şimdiye kadar incelemiş olduğumuz şubelerle karşılaştırıldığında yumuşakçalar, çoğunlukla suculdur ve nispeten büyük ve kompakt (sıkı) vücuda sahiptir. İçeride yer alan dokuların yaşamını sürdürebilmesi için yeterli miktarda oksijen ve karbondioksit değişimi sağlayacak büyüklükte yüzey alanı artık mevcut değildir; yüzeyde yer alan birçok hücre tabakasının bulunması nedeniyle yüzey ile iç kısım arasında difüzyon her zaman çok yavaş olacaktır. Bu nedenle, yumuşakçaların yaşamını sürdürmesi, içeride yer alan etkili taşıma sistemlerinin ve diğer özelleşmiş sistemlerin varlığına bağlıdır.

Çeşitli yumuşakça grupları dış görünüş itibariyle önemli ölçüde farklılıklar gösterebilir; fakat çoğu, temel olarak benzer vücut planına sahiptir[11]. Yumuşak vücut, üç temel kısımdan oluşur: (1) harekette işlev gören ve kabuktan (eğer varsa) dışarı uzatılabilen ventral tarafta yer alan kaslı büyük ***ayak***; (2) sindirim sistemini, boşaltım organlarını (nefridyumları), kalbi ve iç organları içeren ve ayağın üstünde yer alan ***visseral kitle*** (***iç kitle***) ve (3) türlerin çoğunda kabuğu salgılayan bezleri içeren ve iç kitleyi örten kalın bir doku katlantısı olan ***manto***. Manto çoğunlukla iç kitlenin kenarlarında aşağı doğru sarkarak ***manto boşluğunu*** içine alır. Manto boşluğu genellikle solungaçlara yer sağlar (bkz. Şekil 24.49).

Yumuşakçalar açık dolaşım sistemine sahiptir. Yani her bir dolaşım turunda kan kılcal damar ağından geçmek yerine, çok büyük açık sinüsler içerisinde dokuları doğrudan yıkar. Sinüslerde akan kan, solungaçlara kan götüren damarların içerisine geçer ve kan, solungaçlarda oksijenlendirilir. Solungaçlardan gelen kan kalbe döner ve buradan tekrar sinüslere kan götüren damarların içerisine pompalanır; o halde tipik bir dolaşım, kalp-sinüsler-solungaçlar-kalp şeklindedir. Bu plan, bir otomobilin yağ-dolaşım sistemine analogtur: bir yağ pompası, motoru yağlamak için motora yağ pompalar; yağ, damlacıklar halinde çeşitli mekanik kısımlar üzerine damlar ve karter içerisinde toplanarak buradan tekrar geriye pompalanır.

Denizlerde yaşayan yumuşakçaların çoğu bir ya da daha fazla sayıda serbest yüzen larva evresi geçirirler; fakat tatlısu salyangozlarının ve karasal salyangozların buna karşılık gelen gelişim evrelerinde, yumurta ve yumurtanın açılmasıyla ortaya çıkan minyatür bir ergin evresi vardır.

[11] Burada tanımlanan genel vücut planı, Solenogastres sınıfının üyeleri dışındaki yaşayan tüm yumuşakçaları karakterize eder. Solenogastres sınıfının üyeleri, başı, mantosu, ayağı, kabuğu, nefridyumu olmayan solucan benzeri çok ilkel yumuşakcalardır.

Günümüzde Mollusca şubesi sekiz sınıfa bölünmüştür: Caudofoveata, Solenogastres, Polyplacophora, Monoplacophora, Gastropoda, Scaphopoda, Bivalvia ve Cephalopoda. İlk üç sınıf, daha önceden Amphineura adı altında birleştirilmişti; büyük ölçüde denizel olan bu hayvanlar, genellikle yumuşakçaların yaşayan en ilkel üyeleri olarak kabul edilirler ve böylece yumuşakçaların temel vücut planını çalışmada uygun bir yer (basamak) oluştururlar. Biz, burada, en iyi bilinen sınıfları inceleyeceğiz.



24.44 Denizel yumuşakçalardan bir karındanbacaklı üyesi, *Trivia monaca*
Büyük kaslı ayaklarıyla zeminde hareket eden bir hayvan, burada açık olarak görülmektedir. Çok belirgin olan antenleri ve gözleri taşıyan baş bölgesine; solungaçlara gelen suyun içerisinden geçtiği uzun sifona da dikkat ediniz.

Sınıf Polyplacophora (kitonlar) Polyplacophora ("Çok sayıda plaka taşıyan" demek), art arda dizilmiş sekiz adet sırt plakasından oluşan bir kabuğa sahip, oval şekilli, bilateral simetrik hayvanlardır (Şekil 24.42). Önde ağıza, posteriyörde anüse sahiptirler (Şekil 24.43). Sölom, kalbi çevreleyen küçük bir boşluğa indirgenmiştir[12].

Kitonlar, hareketsiz hemen hemen sesil bir yaşam sürerler. Sığ sulardaki kayaların yüzeyinde sürünerek hareket ederler ve ***radula*** adı verilen boynuzsu dişli organlarıyla törpüledikleri alg parçacıklarıyla beslenirler. Yassı ve geniş ayakları, çok güçlü vakum meydana getirebilir ve rahatsız edildiklerinde kayaların üzerine öylesine güçlü kenetlenirler ki bulundukları yerden güçlükle kaldırılabilirler.

Sınıf Monoplacophora Bu sınıfın üyeleri, uzun süreden beri fosil olarak bilinmekteydi ve bu sınıfın, 350 milyon yıl öncesinde neslinin tükenmiş olduğu sanılıyordu. Bununla birlikte, 1952 yılında, Pasifik Okyanusun Costa Rica kıyılarında, derin bir çukurdan kazılarak alınan çamur içerisinde on adet canlı örneğe (*Neopilina* cinsine ait) rastlandı.

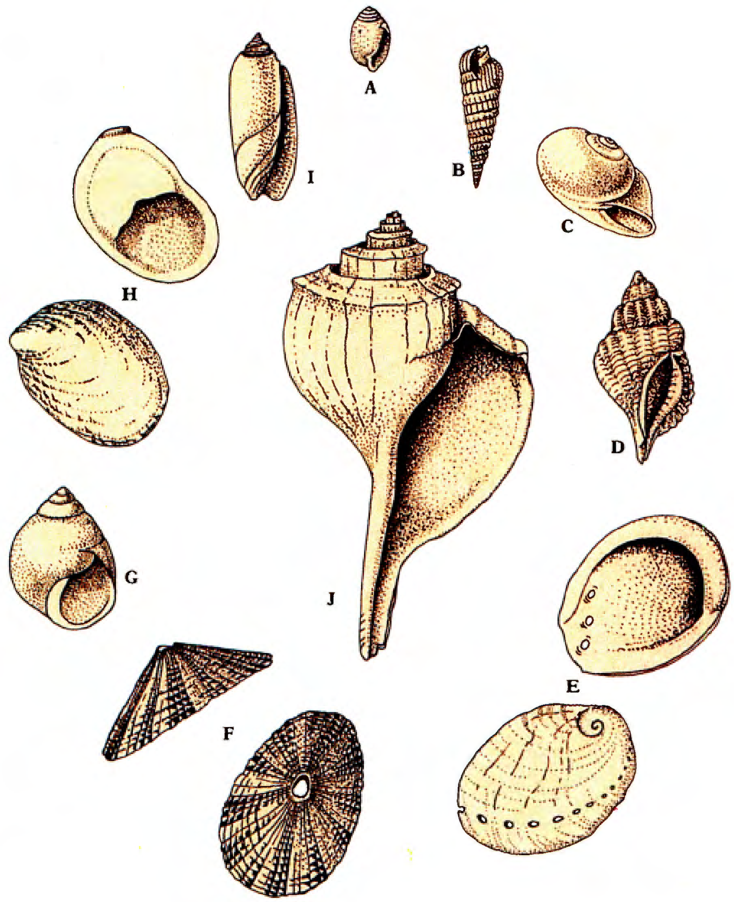
Bu örnekler, yumuşakçaların atası üzerine çok ateşli tartışmalar başlattı. Çünkü örnekler, şubenin diğer hiçbir üyesinde görülmeyen bir özellik olan, bir çeşit iç segmentasyona sahipti. Yumuşakçaların larva tipinin ve ilk segmentasyon modelinin halkalısolucanlardaki (Annelida şubesi) buna karşılık gelen gelişim evrelerine çarpıcı bir şekilde benzerlik gösterdiği bilindiğinden *Neopilina*'nın "segmentasyonu", birçok biyologa atasal yumuşakçanın segmentli hayvanlar, belkide ilkel halkalısolucanlar olduğu sonucuna varılmasına neden oldu. Bununla birlikte diğer birçok biyolog, *Neopilina*'nın segmentli yapısının ilkin değil ikincil olarak sonradan oluştuğuna ve orijinal yumuşakça vücudunun segmentsiz olduğuna inanmaktadır. Hangi görüş doğru olursa olsun, yumuşakçalar ile halkalısolucanlar arasındaki oldukça yakın akrabalık ilişkisi olduğu açıkça görülmektedir.

[12] Gonadlar ve nefridyumların yerleştiği boşluk da, sölomun kalıntıları olarak düşünülür.

24.45 Nudibranchia'ya ait iki karındanbacaklı
"Nudibranch" terimi, hayvanların kabuksuz olduğunu ifade etmektedir.







24.46 Bazı karındanbacaklı (Gastropoda) üyelerinin kabukları
(A) Tuzlu-bataklık salyangozu (*Melampus*). (B) Matkap kabuklu (*Terebra*). (C) Ay kabuklu (*Neverita*). (D) İstridyedelen (*Urosalpinx*). (E) Abalon (*Haliotis*), ventral ve dorsal taraftan görünüş. (F) Kaliforniya anahtardeliği salyangozu (*Diodora*), ventral ve dorsal taraftan görünüş. (G) Menekşe salyangozu (*Littorina*). (H) Bot kabuklu (*Crepidula*), ventral ve dorsal taraftan görünüş. (I) Zeytin kabuklu (*Oliva*). (J) Uzun sifonlu salyangoz (*Busycon*).



24.47 Bir fildişikabuklu üyesi, *Dentalium vulgare*
Gittikçe daralan uzun bir tüp şeklinde olan kabuğun her iki ucu da açıktır.

Sınıf Gastropoda (salyangozlar ve akrabaları) Gastropoda üyelerinin çoğu kıvrık bir kabuğa sahiptir (Şekil 24.44). Bununla birlikte, bazı durumlarda, kıvrılma minimumdur. *Aplysia* ve diğir Nudibranchia üyelerine ait bazı türler, ergin dönemde kabuklarını kaybetmişlerdir (Şekil 24.45).

Gastropoda'da larva, ilk dönemlerde bilateral simetriktir; fakat larva geliştikçe anüs, ağzın yakınına gelinceye kadar sindirim kanalı aşağıya ve ileriye doğru bükülür. Daha sonra tüm iç kitle, 180°'lik bir açıyla dönerek vücudun ön kısmında yer alan başın dorsal tarafına yerleşir. Bu tarafta (genellikle sol tarafta) yer alan iç organların çoğu körelir ve büyüme asimetrik olarak devam eder ve karakteristik spiralleşme ortaya çıkar.

Vücutlarının özel bir şekilde bükülüp kıvrılmalarının dışında, Gastropoda üyeleri, daha çok atasal yumuşakçalara benzerlik gösterdiği sanılmaktadır. Çok iyi gelişmiş duyu organları olan ayrı bir başa sahiptirler. Çoğunun güçlü bir radulası vardır ve bitki ya da hayvan dokularını ısırarak beslenirler. Gastropoda üyeleri bu organlarıyla besinlerini rendelerler, törpülerler ya da hafifçe fırçalarlar.



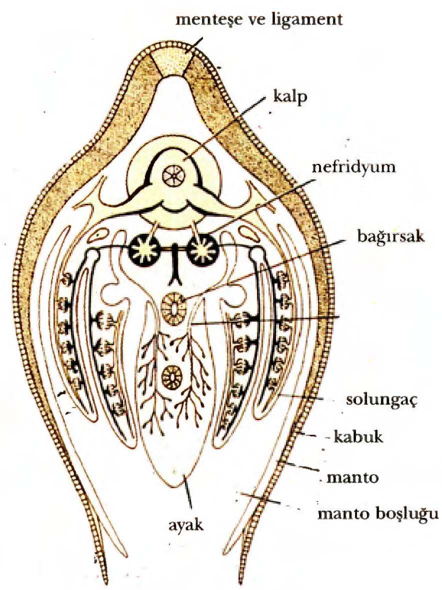
24.48 Bivalvia temsilcisi olarak bir deniztarağı (*Chlamys opercularis*).
Kabuk, birbirine menteşelenmiş iki kapaktan meydana gelmiştir. Mantonun kenarında dairesel olarak dizilim gösteren çok sayıda küçük gözün varlığına dikkat ediniz.

Gastropoda türleri çok çeşitli habitatlarda bulunur. Büyük bir çoğunluğu denizlerde yaşar; bunların çoğunlukla iri ve süslü kabukları plajlarda rastlanan en kıymetli buluntular arasında yer alır (Şekil 24.46). Bununla birlikte, bazıları karada yaşayan çok sayıda tatlısu türü de vardır. Kara salyangozları, tamamıyla karasal yaşama uyum sağlamış birkaç omurgasız hayvan grubu arasında yer alır. Bunların çoğunda solungaçlar kaybolmuş; fakat manto boşluğu oldukça fazla damarlanarak akciğer olarak işlev görmeye başlamıştır. Böyle salyangozlara, akciğerli salyangozlar denmektedir. Bazı akciğerli salyangozlar sonradan ikincil olarak suya dönmüştür ve hava almak için periyodik olarak su yüzeyine gelme zorunlulukları vardır.

Sınıf Scaphopoda (fildişi kabuklular) Scaphopoda üyeleri, her iki uçta açık olan tüp şeklinde uzun bir kabuğa sahiptirler (Şekil 24.47). Kabuğun bir ucu diğerinden genellikle daha küçüktür ve böylece kabuk, fildişi ya da diş şeklinde bir görünüşe sahiptir. Fildişi kabukluların hepsi denizel olup kumları ya da çamuru delerek içerisinde yaşarlar. Canlı hayvanlar nediren görülür; fakat ölenlerin kabuklarına bazen kumsallarda rastlanabilir.

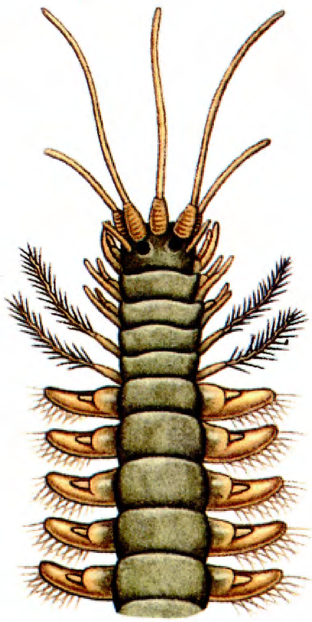
Sınıf Bivalvia (midyeler) "Bivalv" terimi, bu hayvanların kabuğunun iki parçadan meydana geldiğine işaret etmektedir (Şekil 24.48). Bu iki parça ya da valv, şekil ve büyüklük bakımından genellikle birbirine benzerdir ve bir tarafta (hayvanın dorsalinde) birbirine menteşelenmiştir (Şekil 24.49). Hayvan, bu kapakçıkları büyük kaslar vasıtasıyla açar ve kapar. Yaygın olarak rastlanan Bivalvia üyeleri arasında midyeler, istiridyeler, deniztarakları, taraklar, dosyakabuklular ve yenen adi midyeler yer alır. Çoğunluğu ergin dönemde, bir yerde sabit kalarak yaşamayı tercih etmesine karşın deniztarakları bazen, kabuklarını hızla açıp kapayarak yüzerler.

Bivalvia üyelerinin radulası bulunmadığından genellikle süzüntüyle beslenirler. Solungaçlarının üzerinde akan sudan süzülen çok küçük besin partiküllerivle beslenirler. Bu olay, sayfa 777'de ayrıntılı olarak anlatılacaktır.



24.49 Midyenin enine kesiti.

Sınıf Cephalopoda (mürekkepbalıkları, ahtapotlar ve akrabaları) Cephalopoda üyelerinin çoğu, diğer yumuşakçalara çok az benzerlik gösterirler. Yerde sabit kalarak yaşayan akrabalarının aksine, kafadanbacaklılar, çok hızlı hareket etmek ve predatör yaşam tarzı için





24.50 Yüzen bir ahtapot, *Octopus vulgaris*
Tentaküller üzerindeki büyük vantuzlara dikkat ediniz.



24.51 Poliket solucanların önde yer alan solungaç taşıyan segmentleri ve başları (üstte: *Diopatra*, Altta: *Nereis*)

özellikle yengeç ve balık gibi büyük avları öldürüp yemek için özelleşmişlerdir. Fosil kafadanbacaklılar çoğunlukla çok büyük kabuğa sahiptirler; fakat kabuk, günümüzde yaşayan formların çoğunda ya çok indirgenmiş ya da tamamen kaybolmuştur. (Odacıklı kabuğa sahip olan nautilus, iyi gelişmiş kabuğu olan ve günümüzde yaşayan bir formdur ve istisna teşkil etmektedir; bak. Şekil 36.16 s. 1038). Vücut ince-uzun olup, uzun tentaküllerin çevrelediği çok iyi gelişmiş ve oldukça büyük başa sahiptir.

Bazı türler, çoğunlukla birkaç metreyi bulan büyüklüğe ulaşabilir. Kuzey Alantik'te yaşayan dev mürekkepbalığı (*Architeuthis*), yaşayan en büyük omurgasız hayvandır; kaydedilen en büyük bireyin uzunluğu 17 m. (tentaküller dahil) ve ağırlığı yaklaşık 2 tondur. Ahtapotlar (Şekil 24.50) hiç bir zaman bu büyüklüğe erişemezler (Hollywood'dakiler dışında).

Kafadanbacaklılar, özellikle mürekkepbalıkları, omurgalılar ile konvergens sonucu ortaya çıkan birçok benzerliğe sahiptir. Örneğin, mürekkepbalıklarının sahip olduğu iç kıkırdak, omurgalıların iskeletine analogtur ve bir kafatasından ziyade kıkırdaktan meydana gelmiş beyin kutusuna da sahiptirler. Ayrıca iri ve karmaşık yapılı beynin yer aldığı çok iyi gelişmiş sinir sistemine sahiptirler. Mürekkepbalıklarının omurgalılarla olan tüm benzerliklerinin belkide en çarpıcı olanı, çalışma şekli bizimkiyle tıpatıp aynı olan, oldukça büyük kamera-tip göze sahip olmalarıdır.

ANNELİDA (HALKALISOLUCANLAR)

Kısım V'te Annelida üyelerinin ya da halkalısolucanların fizyolojileri, sindirim sistemleri, gaz değişimi, kapalı dolaşım sistemi (bizdeki gibi tamamıyla basınç altında olan ve içi sıvı dolu damarlara sahip), nefridyumlar, sinir sistemi, hidrostatik iskeletleri, kasların düzenlenmesi ve hareket yöntemleriyle bağlantılı olarak tartışılacaktır. Bu şu-

be, genellikle Polychaeta, Oligochaeta ve Hirudinoidea olmak üzere üç sınıfa ayrılır.

Sınıf Polychaeta Poliketler, denizel halkalısolucanlar olup gözleri ve antenleri taşıyan çok belirgin bir başa sahiptirler (Şekil 24.51). Art arda dizilmiş çok sayıda vücut segmentinden herbiri genellikle, bir çift lateral üye yani ***parapod*** taşır; parapotlar hem harekette hem de gaz değişiminde işlev görürler. Parapotlar üzerinde, çok sayıda sert setalar (kıllar) vardır ("polychaeta" ismi, çok seta anlamına gelir).

Bazı poliketler yüzer ya da zeminde sürünerek aktif olarak hareket eder; diğerleri daha hareketsiz olup ekseriyetle okyanusun zeminindeki kum ya da çamurlar içerisinde inşa ettikleri tüpler içerisinde yaşarlar. Bu tüpler, mukusla sıvanmış basit oyuklar ve zarsı yapılar şeklinde olabilir ya da kum tanelerinin birbirine yapıştırılmasıyla oluşturulan düzenli bir şekilde hazırlanmış evcikler şeklindedir. Bazı türlerin tüpleri düz iken bazılarınınki U-harfi şeklinde olup iki açıklığa sahiptir (Şekil 24.52). Çırpılan parapotlar, tüplerin içerisine doğru devamlı su akıntısı sağlar; bu su akıntısayla solucana, oksijen ve bazen de besin partikülleri getirilir. Tüp içerisinde yaşayanların çoğu güzel hayvanlardır; çoğunlukla parlak kırmızı, pembe ya da yeşil renklidirler, bazıları ise yanar-döner renge sahiptir. En güzel olanlar arasında yelpazesolucanları ve tavussolucanları yer alır. Bu solucanlar, renkli, çok dallı yelpaze şeklinde bir taca ya da tüy şeklinde uzantılara sahiptir. Bu yapılar, tüplerinin giriş kısmındaki suyu dalgalandırır (Şekil 24.53).

Vücudun tüm segmentleri, genellikle birbirine çok benzerdir. Herbirinin sölom boşluğu, komşu segmentlerin sölom boşluğundan segmentler arasında yer alan zarımsı bir bölme ile kısmen ayrılmıştır; birçok poliketin vücudunun bölümlere ayrılması tam değildir; bazı türlerde ise bölmeler, tamamıyle kaybolmuştur. Herbir segment, genellikle kendisinde yer alan sinir merkezine (gangliyon) ve bir çift kendi nefridyumuna sahiptir[13].

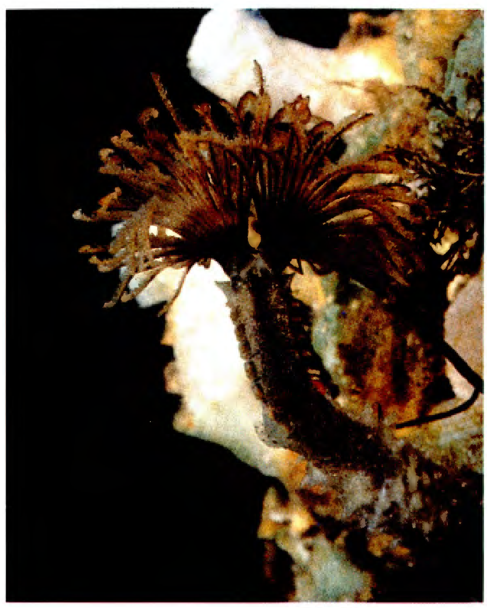
Eşeyler, türlerin çoğunda ayrıdır. İlkel poliketlerde, çoğu segment gamet üretir; fakat daha ileri türlerde gamet üretimi, birkaç özelleşmiş segmentle sınırlandırılmıştır. Gametler, genellikle sölom boşluğu içerisine dökülür ve vücudu nefridyumlar yoluyla terkeder. Döllenme dışarıda gerçekleşir. Çok sayıda türün gelişiminde ***trochophor*** adı verilen silli, serbest yüzücü larva evresi yer alır (bak. Şekil 24.80).

Sınıf Oligochaeta Oligochaeta sınıfı, topraksolucanlarını ve tatlısularda yaşayan çok sayıda türü kapsar. İyi gelişmiş başlarının ve parapotlarının bulunmamasıyla, az sayıda setalarının olmasıyla ("Oligochaeta" ismi, az setalı anlamına gelir), erkek ve dişi organların genellikle aynı bireyde birlikte bulunmasıyla ve genellikle segmentler arasındaki bölmelerin tam olmasıyla poliketlerden farklılık gösterirler.

[13] Birkaç poliket türünde, tüm hayvan için sadece bir çift nefridyum vardır.



24.52 İki poliket solucan (*Phragmatopoma lapidosa*)
Toplu olarak yaşayan bu tür, kumdan tüpler inşa eder; bu tüplerin çok fazla birikmesiyle resifler oluşabilir.



24.53 Bir yelpazesolucanı, *Sabella crassicornis*
Bu yelpazesolucanının tüy şeklindeki uzantıları, hem besinlerin toplanmasına hem de organizmanın gaz değişimi yapmasına yardım eder.





24.54 İnsanın kolundan kan emmekte olan ve Avustralya'da karasal ortamlarda yaşayan bir sülük
Üstte: Sülük, henüz beslenmeğe başlamış. Altta: Biraz sonra, vücudu kanla dolmuş durumda.

Toprak solucanının fizyolojisini, daha ayrıntılı olarak Kısım V'te inceleyeceğiz.

Sınıf Hirudinoidea (Sülükler) Büyük bir olasılıkla Oligochaeta'dan köken almış olan sülükler, en fazla özelleşmiş halkalısolucanlardır. Vücutları dorso-ventral olarak yasıslaşmış ve çoğunlukla vücut, her iki uca doğru daralmıştır. Birinci ve son segment, vantuz oluşturmak üzere değişikliğe uğramıştır, posterior uçtaki vantuz daha büyüktür; vantuzlar, harekette kullanılır. Sülükler, hiçbir iç segmentasyon göstermez, çok ilkel birkaç tür dışında, segmentler arasındaki bölmeler tamamıyla kaybolmuştur.

Bazı türler, predatör olup solucanları, salyangozları ve böcek larvalarını avlayarak onları tüm olarak yutarlar. Daha fazla tanınanlar ise çeşitli omurgalı ve omurgasız konaklara saldırarak kan emenlerdir (Şekil 24.54). Böyle bir sülük, bir konağa saldırdığı zaman konağın derisi üzerinde ince bir alan seçer, posterior vantuzu ile kendisini tutundurur ve ön vantuzuyla deriye çok sıkı bir şekilde tutunur; küçük bıçak şeklindeki çeneleriyle ya ağrısız bir yarık açar ya da enzimler vasıtasıyla bir delik açar. Daha sonra, bu yara içerisine kanın pıhtılaşmasını önleyici bir madde (hirudin) salgılar ve kanı emmeye başlar. Ekseriyetle bir öğünde, çok fazla miktarda kan emer ve oldukça uzun süre beslenmeksizin bekleyebilir (bazı sülükler beslenmeksizin, görünüşte hiçbir olumsuz belirti olmadan, bir yıldan daha fazla dayandığı bilinmektedir).

ONYCHOPHORA

Bu küçük şubenin, tümü Güney Yarımkürenin tropikal ve ılıman bölgelerinde (Avustralya, Yeni Zellanda, Güney Afrika ve And dağları) yayılış gösteren, yaşayan sadece 65 türü vardır. Karasal ortamlarda, çoğunlukla çok nemli habitatlarda, ormanlardaki yaprakların, kütüklerin ya da taşların altında yaşamaya uyum sağlamışlardır. Geceleyin faaldirler.

Daha çok tırtılı andıran Onychophora üyeleri, sayıları 14-43 çift arasında değişen kısa ve eklemsiz bacakları taşıyan solucan benzeri segmentli bir vücuda sahiptirler (Şekil 24.55). Arthropoda ve Annelida özelliklerini birlikte taşıdıklarından bu hayvanlara karşı özel bir ilgi vardır. Atasal annelid benzeri bir atadan eklemcabaklılara giden hattan erken ayrılan bir evrimsel yan dal olarak kabul edilirler (bak. Şekil 24.57). Sahip oldukları ince esnek ve geçirgen olan kutikula, eklembacaklıların dış iskeletinden daha çok, halkalısolucanların kutikulasına benzerlik gösterir; ve halkalısolucanlar gibi herbir segmentte bir çift nefridyum taşırlar. Bununla birlikte, tırnaklara ve açık dolaşım sistemine sahip olmakla eklembacaklılara benzerlik gösterirler. Günümüzde Onychophora üyelerinin solunum sistemi, ***trake*** adı verilen ve tüm vücut kısımlarına uzanarak dışarıya açılan oldukça fazla dallanmış borucuklar sisteminden oluşmuştur. Benzer trake sistemi, karasal eklembacaklılarda da bulunur; fakat büyük bir olasılıkla onlardan bağımsız olarak ortaya çıkmıştır.

ARTHROPODA (EKLEMBACAKLILAR)

Arthropoda şubesi, şubelerin en büyüğüdür. Yaklaşık olarak bir milyon tür tanımlanmıştır ve şüphesiz henüz tanımlanmamış binlerce tür vardır. Yeryüzünde yaşayan tüm hayvan türlerinin muhtemelen yüzde sekseninden daha fazlası, bu şubeye aittir.



24.55 Bir Onychophora üyesi
Belirgin antenlere ve çok sayıdaki segmentsiz bacaklara dikkat ediniz.

Eklembacaklılar, eklemli kitin dış iskelet ve eklemli bacaklarla karakterize edilirler. Epidermis tarafından salgılanan dış iskelet, hem kaslar için tutunma yeri hem de koruyucu zırh (özellikle kurumaya karşı) olarak işlev görür; fakat büyümeyi sınırladığından, eğer hayvanın büyüklük bakımından biraz daha artması gerekiyorsa dış iskelet periyodik olarak değiştirilmek zorundadır (Şekil 24.56; bak Şekil 13.19 ve 13.20, sayfalar 360 ve 361). Eklembacaklıların kutikulası, sadece vücudun dış yüzeyiyle sınırlı değildir; uzun çubuk şeklindeki uzantılar, çoğunlukla yüzeyden hayvanın iç kısmına doğru uzanarak kasların bağlanması için temel olarak işlev görürler; sindirim kanalının hem ön, hem de posterior kısımları (ve karasal eklembacaklıların trakeleri), kutikula ile astarlanmıştır. Dış iskeletin bu içerideki uzantıları da her deri değişiminde değiştirilir.

Karmaşık yapılı dış iskeletleriyle birlikte, eklembacaklılar, diğer birçok omurgasızınkine hemen hemen hiç benzemeyen karmaşık, kaslara sahiptirler. Kaslar, diğer birçok omurgasızda olduğu gibi sadece uzunlamasına ve dairesel bantlar şeklinde değil, milyarlarca yönde ayrı ayrı uzanan kaslar şeklinde olup uçmayı da içine alan her çeşit hareketin yapılmasını olası kılmaktadır. Bu şube, tamamıyle karasal yaşama geçmekle karşılaştığı binlerce sorunu, diğer omurgasız gruplarından daha mükemmel bir şekilde çözmüştür.

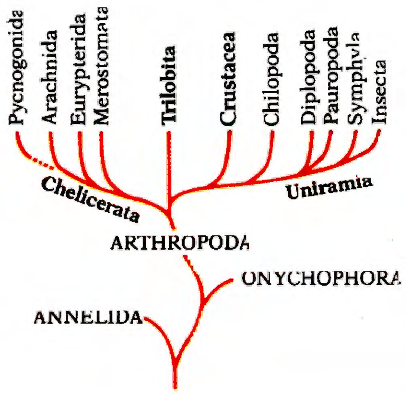
Sinir sistemi çok iyi gelişmiştir. Halkalısolucanlarınki gibi dorsalde yer alan bir beyin ve ventral tarafta yer alan ikili sinir şeridinden meydana gelmiştir (bak. Şekil 35.13, S. 1003). İlkel eklembacaklılarda her bir segmentte gangliyon vardır; fakat birçok grupta, bu gangliyonlar büyük bir gangliyon kitlesi şeklinde kaynaşarak öne doğru kaymıştır. Duyu organları çok sayıda ve çeşitlidir. Sinir sistemi, daha ayrıntılı olarak Bölüm 35'de tartışılacaktır. Eklembacaklılarda hormonal kontrol da çok iyi gelişmiştir.



24.56 Deri değiştirmekte olan bir çiyan
Hayvan geriye doğru hareket ederek eski dış iskeletinden çıkıyor ve sarı-turuncu yeni dış iskeleti parıldıyor.

Göreceğimiz gibi, eklembacaklılar açık dolaşım sistemine sahiptir. Genellikle dorsal tarafta yer alan ince ve uzun bir damar şeklinde olan kalp, kanı, öne doğru, atardamarın (bu büyük ölçüde değişiklik gösterir) içerisine pompalar. Atardamardan kan, sinüsler içerisine akarak dokuları doğrudan yıkar. Sonunda kan, kalbin posterior kısmına geri döner.

İçinden kanın aktığı vücut boşlukları, ***hemocoel***'ü ***(hemosöl)*** meydana getirir. Hemosöl gerçek bir sölom boşluğu değildir; fakat embriyonik blastosölden köken alan bir boşluktur. Eklembacaklılar, çok iyi gelişmiş sölom boşluğuna sahip olan halkalısolucan benzeri bir ata-



24.57 Arthropoda şubesinin bellibaşlı altşube ve sınıfları, Annelida şubesi ve Onychophora şubesi arasındaki olası akrabalık ilişkilerini gösteren diyagram.
Birçok isimsiz grupta olduğu gibi, Trilobita ve Eurypterida'nın üyelerinin soyu tükenmiştir (bak. Şekil 18.21, s.522).

dan köken almış olmalarına ve eklembacaklıların embriyolarında da böyle boşluklar gelişmesine karşın, bu boşluklar ergin bireylerde işlevsel vücut boşlukları olarak varlığını sürdürmez[14].

Sucul eklembacaklıların çoğunda (ikincil olarak suya geçenler dışında) azotlu atıkların (temel olarak amonyak) atılımı, genellikle solungaçlar yoluyla gerçekleşir. Sucul türler aynı zamanda, başa yakın olarak ya da baş içerisinde yerleşmiş özel cep şeklinde bezlere de sahiptirler; bu bezlerin boşaltıma olan katkısı oldukça azdır. Bu bezler (genellikle koksal bezler ya da yeşil bezler olarak adlandırılır), dışarıya açılan kendi kanallarına sahiptir. Karasal eklembacaklıların birçok grubunda boşaltım organı olarak Malpighi tüpleri bulunur; bu organlar açık dolaşım sisteminin kanıyla yıkanır ve kan içerisinde çözünmüş olarak bulunan azotlu atıkları toplar. Bölüm 31'de göreceğimiz gibi tübül sistemi, daha sonra hemen hemen tüm suyu geri kazandırarak kuruya yakın bir atık dışarıya atılımını sağlar. Bu nedenle tübüller, su korunması bakımından mükemmel bir uyumdur. Eşeyler genellikle ayrıdır. Tüm karasal formlarda ve birçok sucul formda döllenme, iç döllenme şeklinde olup hem gametlerin korunması hem de kurumalarının önüne geçilmesi bakımından bir uyumdur. Kutikula, Malpighi tübülleri ve iç döllenme ilkin eklembacaklıların karasal ortamlara yayılışını mümkün kılmıştır; 415 milyon yıl önce, bu olay gerçekleştiğinde örümcekler ve çiyanlar oldukça bol miktarlarda bulunuyorlardı.

Eklembacaklıların, ya poliket halkalısolucanlardan ya da poliketlerin atasından köken aldığına inanılmaktadır. Eklembacaklıların vücut planı, annelid atanın segmentli vücudunun özelleşmiş ve özenle işlenmiş bir formu olarak düşünülebilir. Kanıtlar, ilk eklembacaklıların, herbiri bir çift bacak taşıyan çok sayıda ve birbirine eşdeğer segmentlerden meydana gelmiş, uzun solucan benzeri bir vücuda sahip olduklarına işaret etmektedir. Bacakların hepsi birbirinin aynıydı. Eklembacaklıların çeşitli gruplarında milyonlarca yıl süren evrimleri boyunca bu atasal vücut planında ortaya çıkan değişiklik, dört eğilim altında toplanabilir: (1) toplam segment sayısında indirgenme; (2) segmentlerin, baş ve gövde ya da baş, göğüs ve abdomen gibi ayrı vücut bölgeleri şeklinde gruplanması; (3) daha fazla sayıda segmentin başa katılması, sinirsel kontrolun ve duyu algılanmasının baş içinde ya da başın hemen gerisinde gerçekleşmesi yoluyla ortaya çıkan sefalizasyonda artış; (4) bazı segmentlerin bacaklarının hareketten başka işlevler için özelleşmesi ve diğer birçok segmentte bacakların tamamen kaybolması.

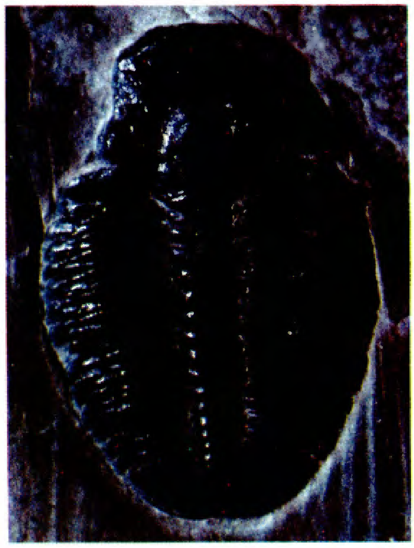
Günümüzde eklembacaklılar beş altşubeye bölünmektedir: Trilobita (şimdi nesli tükenmiş olan büyük bir grup), Crustacea (yengeçleri, istakozları ve karidesleri içerir), Uniramia (böcekleri içeren grup) ve Pentastomida (parazitik olarak yaşayan küçük bir gruptur; ayrıca tartışılmayacaktır). Şekil 24.57, eklembacaklıların altşubeleri ve sınıfları arasındaki akrabalık ilişkileriyle ilgili bir yorumu sergilemektedir.

Altşube Trilobita Paleozoyik dönemde, denizlerde çok bol olarak bulunan eklembacaklılardı; bu döneme ait oldukça fazla sayıda fosil-

[14] Gonatların boşluğu (ve bazı eklembacaklılarda boşaltım kanallarının boşluğu), gerçek sölomun kalıntısı olabilir.

leri vardır. Trilobita üyeleri, Paleozoyik çağın ilk çeyreğinin kayaları içerisinde özellikle yaygın olan soyu tükenmiş fosil formlardır (Şekil 24.58). Fosiller, genellikle oval, yassılaşmış biçimde üç vücut bölgesine sahiptir; görünüş olarak dört kaynaşmış segmentten oluşmuş ve bir çift ince uzun anten ile çoğunlukla bileşik gözleri (gözler, herbiri kendi merceğine sahip birbirinden bağımsız çok sayıda fasetten meydana gelmiştir) taşıyan baş; değişik sayıda ayrı segmentlerden meydana gelmiş olan göğüs; ve birkaç segmentin kaynaşmasıyla oluşan abdomen (pygidium). Bununla birlikte "Trilobita" isminin işaret ettiği, vücudun bu şekilde üç bölgeye ayrılması değildir; vücudun dorsal tarafta uzanan belirgin iki oluk vasıtasıyla bir orta ve iki adet yan loba bölünmesidir.

Trilobitler, kendilerine özgü olan uzunlamasına oluklar ve abdominal segmentlerin kaynaşması gibi özelleşmeler sergilediğinden ilk eklembacaklılardan kesinlikle farklıydılar; fakat yine de varsayılan eklembacaklı ataya diğer bilinen gruplardan daha yakın görünmektedirler. Üyelerin yapısal olarak farklılaşıp özelleşmemiş olması bir ilkel karakter olarak durmaktadır. Fosiller, her segmentin bir çift bacak taşıdığını; tüm bu bacakların ve dört baş segmentinde bulunanların hemen hemen birbirine eşdeğer olduğunu göstermektedir. Böylece, ağız parçası olarak özelleşmiş hiçbir üye bulunmaz. Bunun tersine, hem Chelicerata ve hem de Uniramia'da bazı üyelerin özelleşmesine ve bazılarının kaybına doğru giden bir eğilimin olduğu oldukça açıktır. Böylece her iki grupta da daha önce yer alan segmentlerin üyeleri, ağız parçası olarak değişikliğe uğramıştır ve artık harekette işlev görmezler.



24.58 Bir fosil trilobit
Hayvanın vücudunu bir orta loba ve iki yan loba bölen iki adet uzunlamasına oluğa dikkat ediniz. Bu şekilde düzenlenme, "Trilobita" isminin verilmesine neden olmuştur.

Altşube Chelicerata Keliserlilerin vücudu, genellikle, sefalothoraks (prosoma) ve abdomen olmak üzere iki bölgeye bölünmüştür (Şekil 24.59). Anten yoktur. Atasal eklembacaklıların ve Trilobitlerin birinci çift bacaklarına karşılık gelen üyeler, ***chelicera*** (***keliser***) adı verilen ağız parçaları şeklinde değişikliğe uğramıştır. Keliserler, tırnak ya da kerpeten şeklinde olabilir. Sefalothoraks, keliserlerin yanı sıra, genellikle diğer beş çift üyeyi de taşır; bazı gruplarda bunların hepsi yü-



24.59 Bir kamçılıakrep, *Mastigoproctus giganteus*
Kamçılıakrepler, abdomen ve sefalothoraks olmak üzere iki vücut bölgesine sahiptirler. Sefalothoraks, tırnak şeklinde bir çift keliser (fotoğrafta gözükmüyor), kerpeten şeklinde ve kalın dişli bir çift pedipalp ve dört çift yürüme bacağına (uzun ve ince olan bir çiftinin dokunum duyusu alma işlevi vardır ve yürümede kullanılmaz) sahiptir. Posteriordeki şişkin kısımda yer alan "kamçıda" bulunan yarıklardan hayvan zehir salgısını püskürtür.



24.60 Yumurta bırakmakta olan bir grup atnalıyengeci

rüme bacağı iken, diğerlerinde sadece son dört çift üye yürüme bacağı olup ilk çift ***pedipalp*** adı verilen ve çoğunlukla da keliserlerden daha uzun olan beslenmede kullanılan bir üye olarak değişikliğe uğramıştır. Abdominal segmentlerin bacakları ya kaybolmuştur ya da solunum sistemindeki ya da eşeysel sistemdeki yapılar şeklinde değişikliğe uğramıştır.

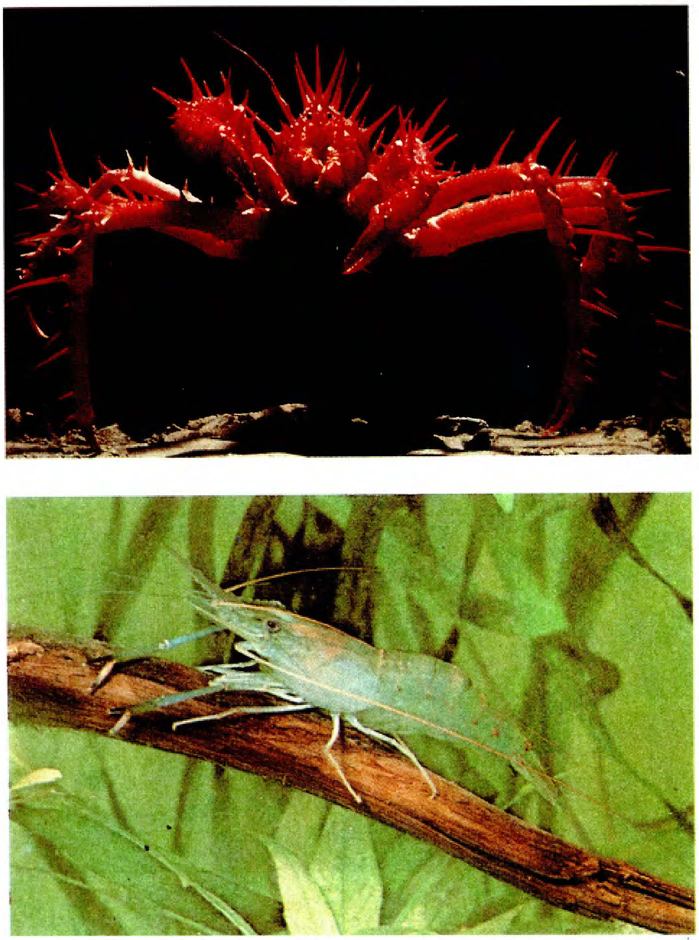
Chelicerata altşubesi, dört sınıf içerir. Bir sınıfın (Eurypterida) Paleozoyik çağdan beri tamamıyle nesli tükenmiştir; bir diğerinin üyeleri (Pycnogonida, denizörümcekleri), denizlerde yaşayan çok nadir hayvanlardır.

Üçüncü sınıfın üyelerine (Merostomata), Kuzey Amerikanın Atlantik kıyılarında (ve de Japonya ve Kore'den Malazya ve Endonezya'ya kadar Asya kıyılarında) biraz tatil yapmış olan herkes, yakından aşinadır. Bunlar, gerçekte yengeç olmayıp atnalıyengeci adlı verilen ve çoğu üyesi milyonlarca yıl önce ortadan kalkmış olan Chelicerata'ya ait eski bir sınıftan arta kalan yaşayan temsilcilerdir (reliktirler). En yaygın türü, *Limulus polyphemus*'tur.

Chelicerata'nın dördüncü sınıfı olan Arachnida'nın üyelerini herkes yakından tanır. Bunlar, örümcekler, keneler, akarlar, uzun bacaklı örümcekler (Phalangida takımı üyeleri), akrepler, kamçı kuyruklu akrepler (Pedipalpida takımı üyeleri) (bkz. Şekil 24.59) ve onların akrabalarıdır. Archnida'ya ait çeşitli gruplar birçok bakımdan birbirlerinden farklı olmalarına karşın çoğunluğu sefalothoraks ve abdomenden oluşan iki vücut bölgesine sahiptirler (bu bölgeler, kenelerde, akarlarda ve Phalangida takımı üyelerinde ayırt edilemez). Sefalothoraksta çoğunlukla basit gözler vardır; fakat hiçbir zaman bileşik göz ve anten bulunmaz. Sefalothoraks, bir çift keliser, bir çift pedipalp ve dört çift yürüme bacağı olmak üzere toplam altı çift üye taşır (Şekil 24.61). Çoğu grupta av, pedipalplerle yakalanır ve parçalara ayrılır. Keliserler de avı idare etmede işlev görebelir ya da örümceklerde olduğu gibi zehir tırnağı şeklinde değişikliğe uğramış olabilir. Archnida üyelerinin abdomeni, akreplerdeki gibi uzun ya da örümceklerdeki gibi kısa olabilir. Bazılarında (örümcekleride kapsar), abdominal üyelerin bir ya da iki çiftinin kaide kısımları, çok fazla değişikliğe uğramış akciğerler olarak varlığını sürdürmektedir; diğerlerinde abdominal üyelerin hiçbir izine rastlanmaz. Akciğerlere ek olarak, birçok Arachnida üyesi trakelere sahiptir; bazıları ise sadece trakeleriyle solunum yaparlar. Birkaç Arachnida grubu, ipek salgılayan bezlere sahiptir.



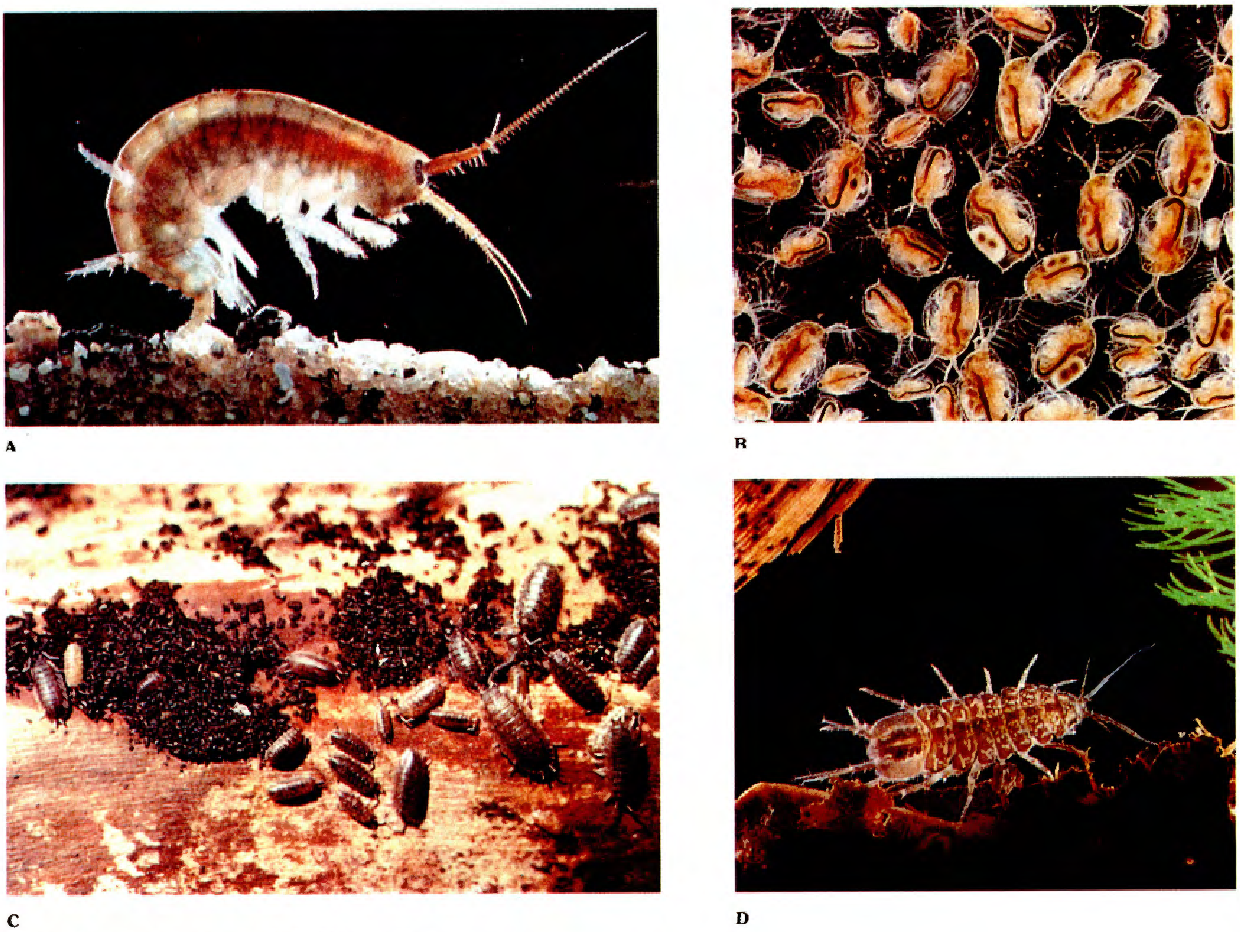
24.61 Bir örümcek, *Araneus marmoreus*
Arachnida'nın tipik özelliği olan dört çift bacak, burada kolayca görülmektedir. Hayvanın birinci çift bacağını, örmüş olduğu ağ iplikçikleri üzerine nasıl yerleştirdiğine dikkat ediniz; av ağa dokunduğu zaman, örümcek titreşimleri tespit edebilir ve hatta çoğunlukla, ne şekilde bir av olduğunu, titreşimlerin tipinden çıkarabilir.



24.62 Kabukluların çok iyi bilinen ve iri vücutlu temsilcilerinden olan bir yengeç ve bir karides Üstte: Yengeç, *Neolithedes grimaldii*. Altta: Bir tatlısu karidesi ya da istakozu.

Altşube Crustacea Bu altşubenin ve ileride inceleyeceğimiz diğer bir altşubenin üyeleri(böcekleri kapsayan ve oldukça geniş bir altşube olan Uniramia'nın), birinci çift ağız parçası olarak keliserler yerine ***mandibula***ya ve antenlere (Uniramia'da bir çift olmasına karşın Crustacea'da iki çift) sahip olmakla Chelicerata üyelerinden ayrılırlar. Daha önceleri, Crustacea ve Uniramia, Mandibulata adı altında tek bir altşube olarak birleştirilmişti. Mandibüller, atasal bacağın kaide segmentinden (koksa) değişikliğe uğrayarak oluşmuştur; ısırma ve çiğnemede işlev görür (bazı türlerde, mandibüller. delme ve emme işlevini yerine getirmek için ikincil olarak değişikliğe uğramıştır). Mandibüller hiçbir zaman, keliserlerde sıkça rastlanan tırnak ya da kerpeten şeklinde değildir. Mandibül taşıyan birçok hayvan grubunda, ***Maxilla*** adı verilen ilave iki çift ağız parçası daha vardır.

Bu altşubenin kerevit, istakoz, karides ve yengeç gibi (Şekil 24.62), bazı temsilcileri, birçok insan tarafından çok iyi bilinir. Fakat, bu bilinen hayvanlara yüzeysel olarak çok az benzerlik gösteren çok sayıda diğer kabuklu türü vardır. Bunlar arasında perikarideslerini,



24.63 Küçük vücuda sahip bazı kabuklu temsilcileri (A) Bir deniz amfipodu, *Gammarus.*. (B) Supiresi, *Daphnia.* (C) Bir grup tespihböceği; bunlar az sayıdaki karasal Crustacea üyelerinden birisidir. (D) Bir tatlısu kabuklusu, *Asellus aquaticus.*

supirelerini, tuzlusu karideslerini (*Artemia*), kumkarideslerini, sirayaklıları ve tesbihböceklerini sayabiliriz; bunların çoğu, oldukça tuhaf görünüşlü canlılardır (Şekil 24.63).

Kabuklular, karakteristik olarak iki çift antene, bir çift mandibulaya ve iki çift maksillaya sahiptirler. Fakat, geri kalan diğer vücut üyeleri, gruptan gruba büyük ölçüde değişiklik gösterir; kerevitler ve istakozlar gibi bir grubun vücut üyeleri için söylenebileceklerin, diğer bir grubunkileriyle çok az ilgisi olacaktır. Gerçektende kabuklular, herhangi basit bir yolla güçlükle karakterize edilebilen son derece çeşitli organizma gruplarının yer aldığı bir birliktir. Bazıları sefalothoraks ve abdomene; diğerleri, baş ve gövdeye ya da baş, thoraks ve abdomene, hatta bazıları tek parça halinde kaynaşmış bir vücuda sahiptir. Çoğu serbest yaşar, fakat bazıları parazittir. Çoğu, aktif yüzücüdür; fakat sirayaklılar gibi bazı hayvanlar kabuk salgılarlar ve sesil

olarak yaşarlar (Şekil 24.64). Büyük bir çoğunluğu denizlerde yaşar; fakat birçok tatlısu türü ve tesbihböcekleri gibi karada yaşayan az sayıda tür de vardır. Karasal türler, basit trake sistemine sahiptirler. Biz, bu çeşitlenmeyi listelemeye devam edebilirdik; fakat bu grubun şaşırtıcı çeşitliğine işaret etmekle yetineceğiz. Eklemli çok sayıda bacak taşıyan, segmentli bir vücuda sahip olan bu şubenin temel vücut planı, farklı habitatlara ve farklı yaşam tarzlarına uyum nedeniyle sayısız yönde değişikliğe uğramıştır.



24.64 Kazmidyesi, *Lepas*
Bu hayvanlar genellikle zemine yerleşerek fazla yer değiştirmeden yaşarlar ve koruyucu kabuk salgılarlar. Sirayaklıların çoğu, kazmidyelerinde çok belirgin olan uzun saptan yoksundur.

Altşube Uniramia Bu çok büyük altşube, beş sınıf içerir. Burada öncelikle, onlardan üçünü inceleyeceğiz: Chilopoda, Diplopoda ve İnsecta.

1. ***Sınıf Chilopoda*** Bu sınıfın üyelerine çiyanlar (ya da yüzayaklılar) denir. Vücutları baş ve gövde olmak üzere iki bölgeye ayrılır (Şekil 24.65). Gövde ince uzun olup çoğunlukla kısmen yassılaşmıştır. Baş, bir çift anten ve üç çift ağzı parçası (bir çift mandibül ve iki çift maksilla) taşır. Bu hayvanlar karnivordur ve birinci gövde segmentinin bacakları büyük bir zehir tırnağı şeklinde değişikliğe uğramıştır. Diğer gövde segmentlerinin herbiri, bir çift yürüme bacağı taşır. Chilopoda üyelerinin hepsi karasal türler olup trakeler aracılığıyla solunum yaparlar. Boşaltım, Malpighi tüpleriyle gerçekleşir. Eşeysel kanallar, vücudun geri kısmından dışarıya açılır.

2. ***Sınıf Diplopoda*** Bu hayvanlara kırkayaklar (ya da binayaklılar) adı verilir. Yüzeysel olarak Chilopoda üyelerine benzerlik gösterirler ve gerçekten de, bir zamanlar onlarla birlikte (diğer iki küçük grupta ilave edilerek) Myriapoda sınıfı içerisine yerleştirilmişlerdir. Bununla birlikte, şimdi, Diplopoda ve Chilopoda üyelerininin yakından ilişkili olmadığı bilinmektedir. Bu nedenle, herbiri, ayrı bir sınıf içerisine yerleştirilmektedir.

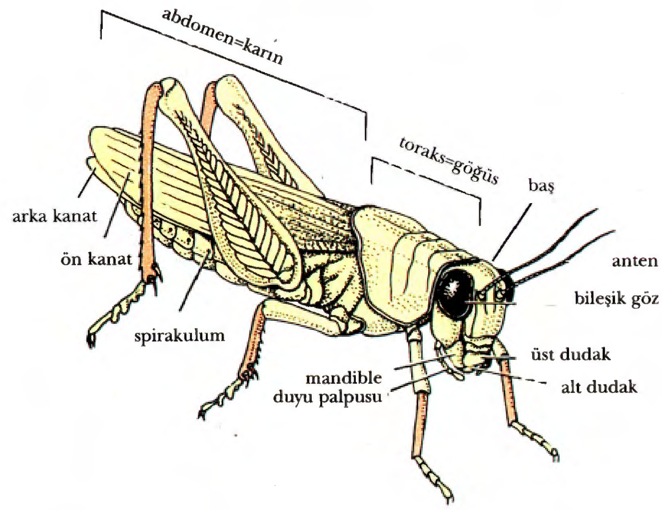
Kırkayakların vücudu, baş ve gövdeye bölünmüştür (Şekil 24.66). Baş, bir çift anten ve sadece iki çift ağız parçası (mandibüller ve pla-



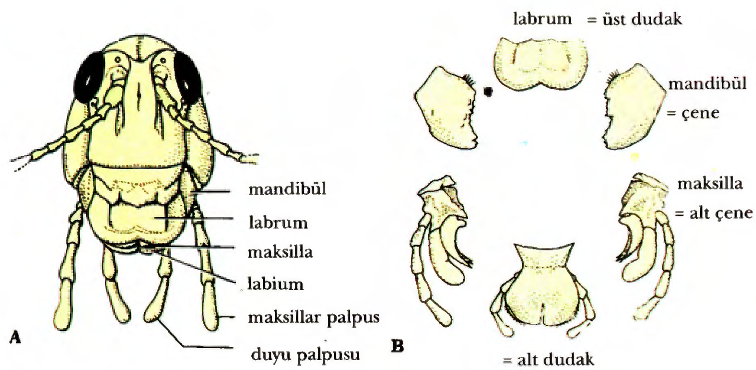
24.65 Çiyan
Çiyanların, herbir segmenti, segmentli bir çift bacak taşıyan vücuda sahiptirler. Avustralya'da yaşayan bu tür, ağaç kabuklarının altında bulunur.



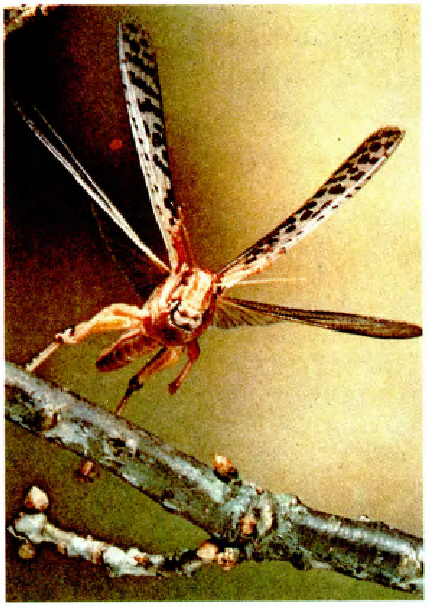
24.66 Kırkayak
Herbir segment (arkada ve önde yer alan birkaçı dışında), iki çift bacak taşır.



24.67 Bir çekirge
Spirakulumlar, trake sistemine açılan deliklerdir.



24.68 Bir çekirgenin ağız parçaları
(A) Ağız parçaları taşıyan başın önden görünüşü. (B) Ağız parçaları baştan ayrılmış; fakat onların birbirlerine göre başlangıçtaki konumları muhafaza edilmiştir. Mandibüller (çeneler) ve büyük bir olasılıkla labrum (üst dudak), atasal bacakların kaide segmentinden türemiştir; bu bacakların diğer tüm segmentleri kaybolmuştur. Maksilla (alt çene) ve labium (alt dudak), türemiş oldukları bacakların daha fazla sayıda segmentini bulundurmaktadırlar; kaide segmentleri genişlemiştir; fakat, distal (uca yakın) segmentler, çok sayıda duyu almacı taşıyan ince ve uzun palpus (duyarga) şeklini almıştır.



24.69 Uçuş halinde bir çölçekirgesi
Sinekler dışında, uçan çoğu böcek gibi çekirgelerin de iki çift kanadı vardır. Ön kanatlar parşömenimsidir; bunlar, hayvan dinlenme durumundayken katlanıp uçuşta daha önemli olan zarif arka kanatlar için bir koruyucu kılıf olarak iş görür.

ka şeklindeki alt dudağı oluşturmak üzere kaynaşan bir çift maksilla) taşır. Bu hayvanlar karnivor değildir ve büyük ölçüde, çürümekte olan her çeşit organik madde üzerinde beslenirler. Türe bağlı olarak ilk dört ya da beş gövde segmentinin herbiri birer çift bacak taşır; fakat diğer segmentlerin herbiri, iki çift bacak ve aynı zamanda iki çift spirakulum taşır. Bu iki kat bacak taşıyan segmentlerin herbirinin, iki ayrı segmentin kaynaşmasıyla meydana geldiği açıktır. Solunum trakelerle, boşaltım Malpighi tüpleriyle gerçekleşir. Eşeysel kanal, ikinci segment üzerinden öne doğru açılır. Kırkayak takımlarının çoğunda, erkeklerin yedinci segmentinin bacakları (bir çifti ya da her iki

çifti), çok fazla değişikliğe uğramış olup dişi üreme kanalına spermleri sokmak için özelleşmiş bir organ olarak işlev görmektedir.

3. ***Sınıf İnsecta*** Hayvanların en kalabalık grubunu oluşturan böcekler, karasal ortamda ve tatlısularda kendileri için uygun olan hemen hemen her türlü habitatı işgal etmişlerdir. Biyolojik başarıya karar vermek için eğer sayı kriter olarak ele alınacak olursa, böcekler, yaşayan en başarılı hayvan grubudur. Diğer tüm hayvan gruplarından daha fazla sayıda böcek türü vardır. Fakat onların dominant rolü üzerinde bir kısıtlama vardır: böcekler denizlerde bulunmazlar (acı sular içerisinde yaşayan ve okyanusların üzerinde yürüyen az sayıda tür bulunmasına karşın); böceklerin karada oynadığı rolü, denizlerde kabuklular oynar.

Devon dönemine ait az sayıda böcek fosili vardır; fakat Karbonifer ve Perm periyotlarının baskın hayvan gruplarından birisi böceklerdir (bak Tablo 19.1 s. 560). Paleozoyik çağın sonuna kadar, günümüz böcek takımlarının birçoğu ortaya çıkmıştı; ve tür sayısı çok fazlaydı. Evrimsel dallanmanın ikinci büyük dönemi Kretase'de başladı ve günümüze kadar devam etti; bu ikinci dallanma, çiçekli bitkilerin artışı ile ilişkilidir.

Böcek vücudu, baş, thoraks (göğüs) ve abdomen (karın) olmak üzere üç bölgeye ayrılır (Şekil 24.67). Baş segmentleri tamamen kaynaşmış olup ergin bireylerde segmentlerin sınırları ayırt edilemez. Baş, genellikle bileşik gözleri de içeren çok sayıda duyu almacı, bir çift anten ve atasal bacaklardan köken almış üç çift ağız parçasını taşır. Ağız parçaları, bir çift mandibül, bir çift maksilla ve iki adet ikinci maksillanın kaynaşmasıyla oluşan ve ***labiyum*** adı verilen alt dudağı içerir (Şekil 24.68). Genellikle ağız parçası olarak kabul edilmeyen üst dudak ya da ***labrum*** da atasal bacaktan türemiş olabilir.

Toraks, herbiri bir çift bacak taşıyan üç segmentten oluşmuştur. Böceklerin çoğunda (fakat hepsinde değil), ikinci ve üçüncü toraks segmentleri birer çift kanat taşır; bu hayvanlar genellikle iyi uçucudurlar (Şekil. 24.69).

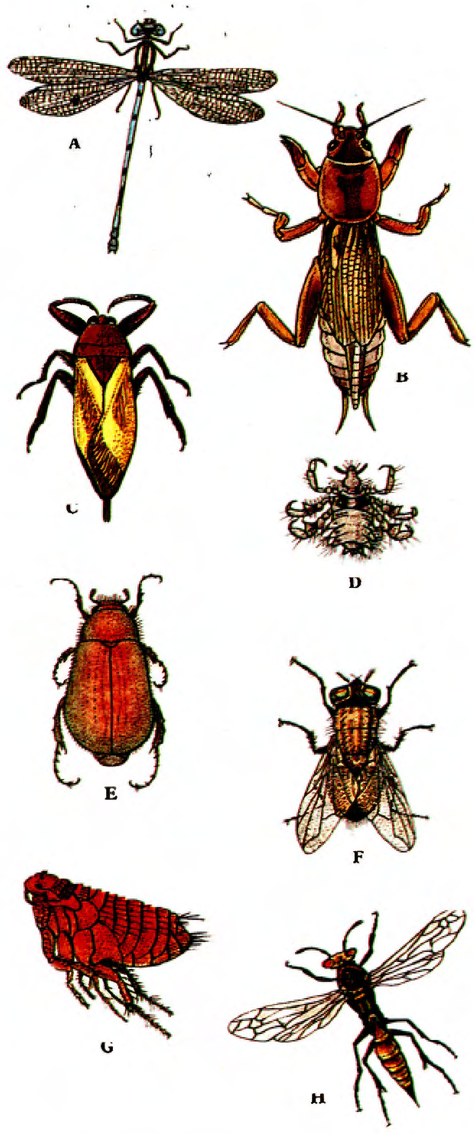
Abdomen, değişik sayıda (12 ya da daha az) segmentten meydana gelmiştir. Abdominal segmentler bacaktan yoksundur; fakat atasal üyelerin çok fazla değişikliğe uğramış kalıntıları posterior uçta bulunabilir. Bunlar, çiftleşmede ve yumurta koymada işlev görür[15].

Kısım V'de böceklerin fizloyojisini ve davranışlarını önemli ölçüde tartışacağız.

Böcekler, yaklaşık 28 takım halinde sınıflandırılırlar (tam sayı, otoritelere bağlı olarak değişir). Aşağıda verilen 11 takım, en fazla tanınanlar arasındadır.

THYSANURA Kılkuyruklar ve gribalıkçıllar. Küçük, ilkel ve kanatsız böceklerdir; ağız parçaları çiğneyici; abdomenin sonunda uzun, kuyruk şeklinde üyeleri vardır. Başkalaşım tam değildir. Evlerde yaygındır; özellikle mutfaklarda ve banyolarda bulunurlar. Bazen kütüphanelerdeki kitaplara zarar verirler.

ODONATA Helikopter böcekleri ve kızböcekleri (Şekil 24. 70A). Hızlı uçan, diğer böcekler üzerinde predatör olan orta büyüklükte ya da iri böceklerdir. İki çift uzun zarsı kanatları vardır; ağız parçaları çiğneyici tipte-



24.70 Bellibaşlı böcek takımlarının bazı temsilcileri (A) Kızböceği (Odonata takımı). (B) Danaburnu (Orthoptera). (C) Bir yarımkanatlı (Hemiptera). (D) Bit (Anoplura). (E) Kınkanatlı (Coleoptera). (F) Sinek (Diptera). (G) Pire (Siphonaptera). (H) Yaban arısı (Hymenoptera). Ölçekli değildir.

[15] Birkaç ilkel böcek, birçok abdominal segment üzerende körelmiş durumdaki üyeleri taşımaktadır. Bunlar, büyük bir olasılıkla duyu almada işlev görmektedir.

dir; bileşik gözleri çok büyüktür. Ergin olmayan evrelerini (nimf dönemleri) tatlısu içerisinde geçirirler. Başkalaşımları tam değildir.

ORTHOPTERA Çekirgeler, cırcırböcekleri (Şekil 24.70B). Arka kanatlardan daha dar olan parşömenimsi (kaba yapılı) ön kanatların yer aldığı genellikle iki çift kanatları vardır. Ön kanatlar, uçmada kullanılmaz; fakat dinlenme halinde, yelpaze gibi katlanmış arka kantaların üzerini örter. Ağız parçaları çiğneyici tiptedir. Yarıbaşkalaşım geçirirler.

İSOPTERA Termitler, beyazkarıncalar. Sosyal yaşam süren böceklerdir. Kanatlar, öncelikle, üreme sınıfına ait bireylerde görülür. Ağız parçaları genellikle çiğneyici tiptedir. Yarıbaşkalaşım geçirirler.

HEMİPTERA Yarımkanatlılar (Şekil 24.70 C). Genellikle iki çift kanatları vardır. Ön kanatların kaide kısmı kalın ve derimsi, distal (uca yakın) kısmı zarsıdır; arka kanatlar ise tamamen zarsıdır. Ağız parçaları sokucu-emici tiptedir. Yarıbaşkalaşım geçirirler.

ANOPLURA Bitler (Şekil 24.70D). Dış parazittirler. Kanatsız böcekler olup delici-emici ağız parçalarına sahiptirler. Bacaklar ve tırnaklar, konağa tutunmak için uyum sağlamıştır. Yarıbaşkalaşım geçirirler.

COLEOPTERA Kınkanatlılar (Şekil 24.70E). İki çift kanatları vardır. Ön kanatlar sert olup sırt tarafta orta çizgi boyunca yan yana gelerek, hayvan dinlenme durumundayken katlanmış durumda bulunan arka kanatlar için koruyucu bir kılıf oluştururlar. Ağız parçaları çiğneyici tiptedir. Tambaşkalaşım geçirirler.

LEPİDOPTERA Güveler ve kelebekler. Büyük pullarla kaplı iki çift kanatları vardır. Ağız parçaları larvalarda çiğneyici tipte, erginlerde ise emici (delici değil) tiptedir. Tambaşkalaşım geçirirler.

DIPTERA Sinekler: sivrisinekler, tatarcıklar, titreksinekler, karasinekler, atsinekleri vs. (Şekil 24.70 F). Bir çift zarsı kanatları vardır; arka kanatlar, değişikliğe uğrayarak denge organı olarak işlev gören küçük yapılara dönüşmüştür, sokucu-emici ya da emici tipte ağız parçalarına sahiptirler. Tambaşkalaşım geçirirler.

SIPHONAPTERA Pireler (Şekil 24.70 G). Geçici olarak dış parazittirler. Küçük ve yanlardan yassılmış bir vücuda sahiptirler; kanatları yoktur, ağız parçaları sokucu-emici tiptedir; sıçramak içi uyum sağlamış uzun bacaklara sahiptirler. Tambaşkalaşım geçirirler.

HYMENOPTERA Testereli arılar, karıncalar, bal arıları ve yaban arıları (Şekil 24.70 H). Genellikle iki çift zarsı kanatları vardır; kanatlar uçuş anında birbirine kenetlenir. Ağız parçaları çiğneyici ya da çiğneyici-yalayıcı emici tiptedir. Toraks ve abdomen birbirine oldukça dar bir bel bölgesiyle bağlanmıştır. Tambaşkalaşım geçirirler.

Böcek takımlarının daha kapsamlı bir listesi, kitabın sonundaki ekte verilmiştir.

DEUTEROSTOMİA

Omurgasızlardan omurgalı hayvanlara geçişe işaret eden, Deuterostomia'ya ait dört şube vardır. Bu şubelerden ikisi açıkça omurgasızdır: bunlar, en tanınan temsilcileri denizyıldızları olan Echinodermata şubesi; ve çoğunlukla denizlerde yaşayan okkurtları olarak bilinen ve oldukça küçük bir şube olan Chaetognatha şubesidir. Üçüncü şube olan Chordata, tüm omurgalıları içine alır; bir sonraki bölüm, bu gruba ayrılmıştır. Dördüncü şube olarak Hemichordata, pa-

lamutsolucanları olarak bilinen ilkel denizel hayvanları kapsar. Küçük, fakat evrimsel bakımdan önemli olan bir şubeyi bu bölümde tartışacağız[16]

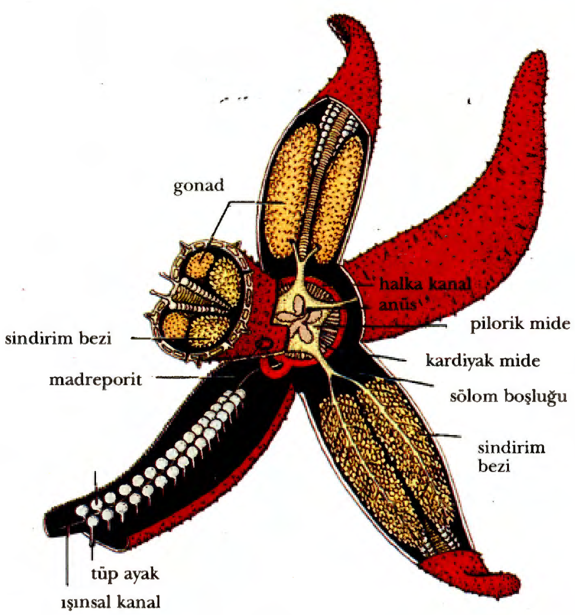
ECHİNODERMATA

Derisidikenliler, tamamiyle denizel, çoğunlukla zeminde yaşayan hayvanlardır. Kıyı kesiminden okyanusun tüm derinliklerine kadar her zonda yaygın olarak bulunurlar. Bu şube içerisinde, denizyıldızları (Şekil 24.71), yılanyıldızları, denizkestaneleri, denizhıyarları ve denizzambakları bulunur.

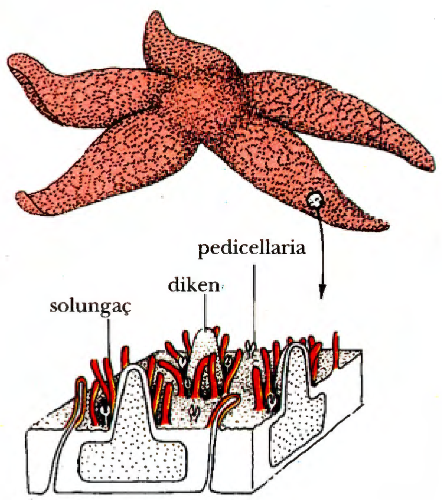
Erginler ışınsal simetrik, larvalar bilateral simetriktir. Bu nedenle, derisidikenlilerin, genellikle, bilateral simetriye sahip bir atadan ortaya çıktığına inanılmaktadır. Işınsal simetri, büyük bir olasılıkla, sesil yaşam tarzına uyum olarak ortaya çıkmıştır. Günümüz derisidikenlilerinin çoğu (denizzambakları dışında) oldukça yavaş hareket ederler; böylece tamamen sesil değildirler; fakat atasal derisidikenliler büyük bir olasılıkla sesildi.

Bu şubenin üyelerinin hemen hemen tümü, vücut duvarına gömülü olarak bulunan çok sayıda kalker plakanın bir araya gelmesiyle oluşan iç iskelete sahiptirler. Bu plakalar birbirinden ayrı olabileceği gibi, kutu şeklinde sert bir yapı oluşturmak üzre kaynaşmışta olabilir. Bu iskelet çoğunlukla birçok tüberkül ya da diken taşır; hayvanın yüzeyinden dışarıya doğru uzanan bu yapılar denizkestanelerinde oldukça belirgindir (Şekil 24.75). "Echinodermata" (Yunan-

[16] Yakın zamanlara kadar, Pogonophora (sakal solucanları) adı verilen ve denizlerde yaşayan küçük bir solucan şubesi, Deuterostomia içerisine yerleştirilmişti; fakat bu hayvanların vücutlarının (tüm yaşlı örneklerin koparılan parçaları) segmentli olduğu ve çok sayıda seta taşıdığı saptanınca, Annelida'ya yakın, Protostomia içerisine transfer edildi.



24.71 Denizyıdızı disseksiyonu (üstten görünüş)



24.72 Denizyıldızı
Küçük deri solungaçları, dikenler ve kerpeten şeklindeki pedisellcr tarafından korunur. Pediseller, küçük hayvanları kovar (ya da yakalar); aksi taktirde bu hayvanlar denizyıldızının yüzeyine yerleşir.

ca'da *echino* "dikenli" ve *derma* "deri") ismi, bu hayvanlara, bu yapıları nedeniyle verilmiştir.

Derisidikenliler, içinde çeşitli iç organların askıya alındığı çok iyi gelişmiş sölom boşluğuna sahiptir. Sindirim sistemi, organ sistemlerinin en belirgin olanıdır. Özel boşaltım sistemleri ve kan dolaşım sistemleri yoktur; olsa bile çok az gelişmiştir. Sinir sistemi ışınsal olarak düzenlenmiştir; hayvanın vücudunun etrafını saran halka şeklindeki gangliyonlu sinir şeritlerine bağlanan sinir ağlarından meydana gelmiştir (çoğunlukla bu sinir şeritlerinden üç adet vardır); beyin yoktur.

Derisidikenlilere özgü olan bir özellik, ***su-damar sistemi***dir. Bu, içerisi su gibi bir sıvıyla dolu olan tüplerden (ekseriyetle kanal adı verilir) oluşan bir sistemdir. Su, hayvanın yüzeyinde yer alan ve madreporit adı vedilen elek gibi bir plakadan sistemin içerisine girebilir. Bu plakadan, özofagusun etrafını çeviren halka kanala bir tüp uzanır. Bu halka kanaldan beş adet ışınsal kanal dallanır ve hayvanın yüzeyindeki bantlar ya da oluklar boyunca simetrik olarak uzanır. Radyal kanallardan çıkan çok sayıda kısa yan dal, içi boş olan ve dışarıya doğru çıkıntı oluşturan ***tüp ayaklar***a uzanır. Herbir tüp ayak, ince duvarlı içi boş silindir şeklinde bir yapı olup ucunda vantuz taşır. Herbir tüp ayağın kaidesinde, içinde sıvı bulunan, kaslı ampulla yer alır. Ampül kasıldığı zaman bir kapakçık yasıtasıyla radyal kanal içerisine sıvı akışı engellenerek sıvı, tüp ayak içerisine girmeye zorlanır; böylece tüp ayağın boyu uzar. Ayak, kendi vantuzuyla zemine tutunur ve ayak duvarındaki uzunlamasına kaslar, kasıldığı zaman boyu kısalır ve hayvanı öne doğru çeker (bu esnada su ampül içerisine dolar). Bu olay art arda tekrarlandığında, denizyıldızı gibi hayvanlar, yavaşça hareket eder. Tüp ayaklar, kayalar ve diğer nesneler üzerinde vakum oluşturarak sıkıca tutunurlar; ya da denizyıldızlarına üzerinde beslendiği midye ve istiridye gibi hayvanların kabuk kapakçıklarını çekerek açılmasını sağlarlar.

Eşeyler genellikle ayrıdır. Yumurtalar ve spermler, döllenmenin gerçekleştiği çevredeki su içerisine bırakılır. Segmentasyon radyal tiptedir ve blastomerlerin kaderi önceden belirlenmemiştir. Silli ve serbest yüzen larvanın sindirim sistemi tamdır (bkz. Şekil 13.18. s. 359); anüs embriyonik blastopordan köken alır ve ağız yeniden oluşur.

Sınıf Stelleroidea (ya da Asteroidea, denizyıldızları ve akrabaları) Denizyıldızlarının vücudu bir merkezi ***disk*** ve (genellikle) beş ışın ya da ***koldan***[17] oluşmuştur. Her bir kol, kendi alt yüzeyinin ortasında uzanan oluklar içerisinde, sıralar halinde dizilmiş tüp ayaklar taşırlar. Hayvanın dış yüzeyinde çok sayıda kısa dikenler ve iç iskeletin plakaları arasından dışarıya doğru çıkıntı oluşturan vücut duvarının ince, parmak şeklindeki uzantıları olan çok sayıda deri solungacı yer alır (Şekil 24.72). Herbir deri solungacının boşluğu, genel sölom boşluğu ile devam eder. Dikenler ile deri solungacları arasında serpiştirilmiş olarak bulunan, ***pedicellaria*** adı verilen genellikle çok sayıda küçük çene benzeri yapılar yer alır. Bu yapılar, korumada ve çok küçük hayvanları yakalamada kullanılır. Madreporit üst yüzeydedir (fakat merkezde değil; bu nedenle, hayvanın radyal simetrisi mükemmel değildir).

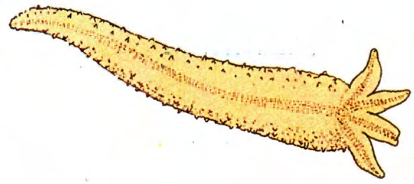
[17] Denizyıldızlarının çoğu beş kollu olmasına karşın daha fazla kola sahip olanlar da vardır.

Ağız, diskin alt yüzeyinin merkezinde; anüs, üst yüzeyin merkezinde yerleşmiştir (böylece alt yüzey, hayvanının morfolojik olarak ön ucu; ve üst yüzey, morfolojik olarak arka ucudur). Denizyıldızının sindirim kanalı, düz ve çok kısadır; kısa bir özofagus, diskin içini hemen hemen dolduran geniş bir mide ve çok kısa bir bağırsaktan meydana gelmiştir. Mide, boğumlanmak suretiyle iki kısma bölünmüştür: yemek borusuna yakın uçta (altta) yer alan ve içi dışına döndürülebilen, daha büyük olan kardiyak mide; ve bağırsağa yakın uçta (üstte) yer alan, içi dışına döndürülemeyen daha küçük olan pilorik mide. Pilorik mideye bağlı olarak bulunan beş çift büyük sindirim bezi vardır. Bu bezlerin herbir çifti, kollardan birinin sölom boşluğu içerisinde yer alır (Şekil 24.71).

Denizyıldızı beslenirken midesinin alt bölümünü ağzından dışarı itip iç kısmını dışarı döndürür ve besin olarak kullandığı midye ya da istiridye gibi yumuşak vücutlu hayvanların üzerine midesinin iç yüzünü yerleştirir. Mide, sindirim enzimlerini besinler üzerine salgılar ve sindirim başlar. Kısmen sindirilen besinler; daha sonra midenin üst kısmı içerisine ve sindirim bezleri içerisine alınarak burada sindirim tamamlanır ve ürünler absorblanır.

Denizyıldızlarının, kendini yenileme (rejenerasyon) yeteneği çok fazladır. Vücuttan ayrılmış bir kol bile, tam bir yeni hayvan meydana getirebilir (Şekil 24.73).

Asteroidea sınıfı, denizyıldızlarına ilave olarak, gevrekyıldızları, yılanyıldızlarını ve sepetyıldızlarını (Şekil 24.74) kapsar. Bu organizmalar, denizyıldızları gibi beş kola sahiptirler; fakat kollar daha uzun, daha ince ve esnek olup genellikle dallı ve oluksuzdur. Vücut disk şeklinde ve oransal olarak küçüktür. Tüp ayaklar ampülla taşımaz ve harekettte kullanılmaz; hareket, kolların kamçı şeklinde hızla hareket ettirilmesiyle gerçekleştirilir. Büyük bir mide vardır; fakat ne bağırsak ne de anüs mevcut değildir. Gaz değişimi, diskin çevresinde bulunan içeriye doğru çökmüş ceplerle gerçekleştirilir. Böyle farklılıklar olduğundan dolayı, bu organizmalar geçmişte ayrı bir sınıf (Ophiuroidea) olarak sınıflandırılmaktaydılar.

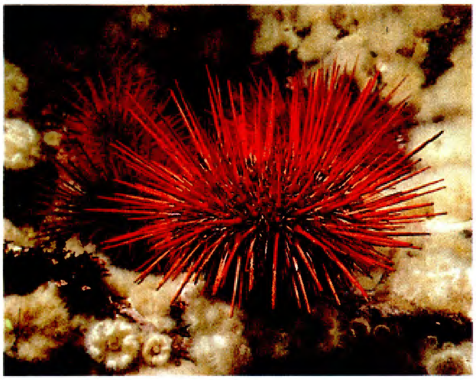


24.73 Bir denizyıldızından ayrılan kol, rejenerasyonla yeni bir vücut meydana getiriyor





24.74 Bir gevrek yılanyıldızı (*Ophiopholis aculeata*) ve bir sepetyıldızı (*Gorgonocephalus eucnemis*) Solda: Gevrek yılanyıldızının vücut diski, oransal olarak daha küçüktür; kollar uzun ve incedir. Sağda: Sepetyıldızının kolları tekrar tekrar dallanarak tentaküllleri andıran bir yumak oluşturur.



24.75 Dev kırmızı denizkestanesi, *Stronglyocentrotis franciscanus*
Denizkestaneleri ve akrabaları, kutu şeklindeki sert kabukları ya da "testaları" üzerinde çok sayıda uzun diken taşırlar.



24.76 Mercan Denizi'nde yaşayan bir denizhıyarı (*Pseudocolochirus*)
Sarı renkli tüp ayakların oluşturduğu sıraya dikkat ediniz. Denizhıyarlarında denizyıldızlarının beş koluna karşılık gelmek üzere, ayakların oluşturduğu bu şekilde beş sıra vardır.

Diğer derisidikenli sınıfları Derisidikenlilere ait diğer üç sınıfın üyeleri, denizyıldızlarına ve yılanyıldızlarına yüzeysel olarak çok az benzerlik göstermelerine karşın, yapıları temel olarak benzerdir.

1. ***Sınıf Echinoidea*** Bu sınıf, denizkestanelerini, düzensiz denizkestanelerini ve kalpdenizkestanelerini kapsar. Kolları yoktur; fakat denizyıldızlarındaki gibi beş bant halinde tüp ayaklara sahiptirler. Vücut, küresel, oval ya da yassılaşmıştır ve uzun dikenlerle örtülüdür (Şekil 24.75). İç iskeletin plakaları, sert bir kutu oluşturmak üzere birbiriyle kaynaşmıştır. Ağızın hemen içerisinde, karmaşık yapılı çiğneme aygıtı vardır. Bağırsak uzun ve kıvrımlıdır. Gaz değişimi, küçük fakat oldukça dallanmış solungaçlarla ya da değişikliğe uğramış tüp ayaklarla sağlanır.

2. ***Sınıf Holothuroidea*** Denizhıyarları (Şekil 24.76), oldukça fazla indirgenmiş iç iskelete ve derimsi bir vücuda sahip olmalarıyla diğer derisidikenlilerden farklılık gösterirler. Yukarıda tartışılan sınıfların üyelerinin aksine, denizhıyarları, oral yüzeylerinden daha çok yan kısımları üzerinde yere uzanırlar. Ağız, su-damar sistemine bağlanan tentaküllerle çevrilidir. Çok uzun ve kıvrıntılı bir bağırsakları vardır; gaz değişimi kloaka (hem anüs olarak hem de üreme yeri olarak hizmet eden geçiş yeri) bağlanan ve genellikle karmaşık bir şekilde dallanmış solunum ağacıyla gerçekleştirilir (bak. S. 805, Şekil 28.15).

3. ***Sınıf Crinoidea*** Yaşayan derisidikenli sınıfları içerisinde, en eski ve en ilkel olan sınıftır. Denizzambakları olarak isimlendirilen Crinoidea üyelerinin çoğu, zemine bir sap aracılığıyla bağlanırlar; bu nedenle sesil hayvanlardır (Şekil 24.77). Üst tarafta yer alan ağızın çevresinde, uzun teleksi kollara (çoğunlukla dallı) sahiptirler; böylece denizzambakları, morfolojik ön uçlarının yukarıya doğru ve morfolojik arka uçlarının aşağıya doğru yönelmiş olmasıyla denizyıldızlarından ve denizkestanelerinden farklılık gösterirler. Telekyıldızları gibi günümüzde yaşayan bazı denizzambakları üyeleri, saptan yoksundur ve sesil değildirler.

HEMİCHORDATA

Çoğu, palamutsolucanları (Şekil 24.78) adı verilen sınıfa ait olan yarımkordalılar, tamamen denizeldirler. Kıyılar boyunca, kum ya da çamurlar içerisinde açtıkları U-harfi şeklindeki oyuklar içerisinde yaşarlar[18]. Palamutsolucanları epeyce büyüktür, uzunlukları 6-43 cm. arasında değişir. Vücutları, önde konik bir hortum (bazıları tarafından palamuta benzediği düşünüldüğünden bu isim verilir), bir yaka ve uzun gövde kısmından meydana gelmiştir (Şekil 24.79). Ağız, hortum ve yaka arasındaki birleşme yerinde, ventral konumda yerleşmiştir.

Yarımkordalılarda bulunan çok önemli bir özellik, yutak duvarında bir seri ***faranjiyal yarığın*** yer almasıdır. Ağız içerisine çekilen su, geriye doğru farinks içerisine girmesi için zorlanır ve bu yarıklardan geçen su branşiyal keseye dolar. Branşiyal kese, atrial porlar (delikler) vasıtasıyla dışarıya açılır. Yarıklar arasındaki septumlarda bulunan kılcaldamar yatağındaki kan vasıtasıyla, içeriden geçen sudan oksijen alınır ve suya karbondioksit verilir. Su ile farinks içerisine ta-

[18] Bazı palamutsolucanları, delik delmek yerine kayaların ya da kabukların altında yaşarlar; delici tiptekilerin hepsi U-harfi şeklinde tüp oluşturmaz. Hemichordata'nın palamutsolucanlarının dışında iki sınıfı vardır.



A

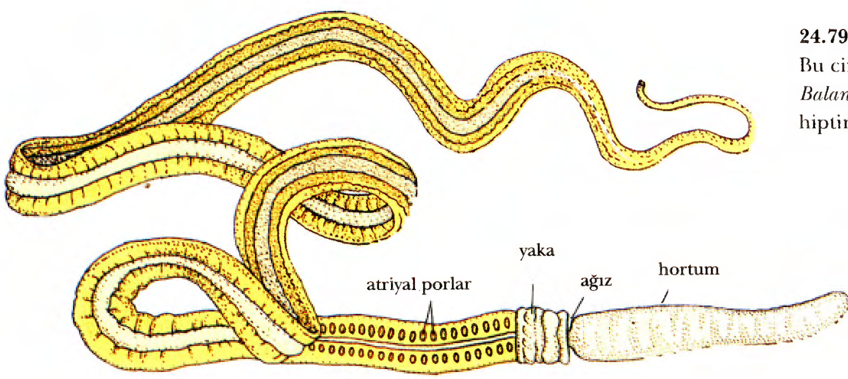


B

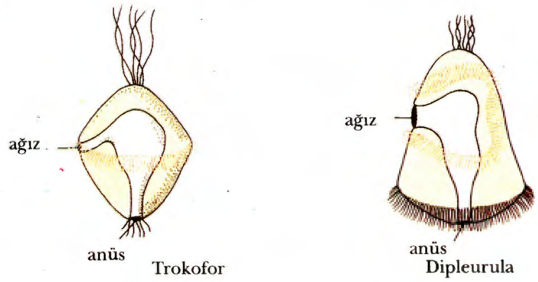
24.77 Deniz zambakları
(A) Bir fosil denizzambağı. (B) Denizzambağı okyanusun zemininde yer aldığında, ortaya çıkardığı manzara.



24.78 Bir palamutsolucanı, *Balanoglossus*
Kısa ve yuvarlak olan hortum, geride yer alan yaka tarafından kısmen çevrilmiştir. Uzun gövdenin sadece bir kısmı görünmektedir.



24.79 Ergin bir palamutsolucanı
Bu cins (*Saccoglossus*), Şekil 24. 78'de gösterilen *Balanoglossus*'unkinden daha uzun hortuma sahiptir.



24.80 Trokofor ve dipleurula larva tipleri
Trokofor larvasının sil bantı, ağzın ön tarafında yer alır; oysa dipleurula larvasının buna karşılık gelen sil bantı ağzın etrafını halka şeklinde çevreler.

şınan besin partikülleri, yarıklardan geçmez; geriye özofagus içerisine hareket ettirilir. Daha sonra, bir süzgeç ya da filtre gibi besin partiküllerini sudan ayıklar.

Yarımkordalıların diğer bir önemli özelliği, gelişim süreçlerinde, bazı derisidikenlilerin larvasına çarpıcı bir şekilde benzerlik gösteren silli larva evresine sahip olmalarıdır.

ECHİNODERMATA, HEMİCHORDATA VE CHORDATA ARASINDAKİ AKRABALIK İLİŞKİLERİ

Echinodermata şubesinin, ait olduğumuz şube olan Chordata ile çok yakından akraba olduğunu düşünmek tuhaf gelebilir. Ayrıca, denizyıldızları, denizkestaneleri ve denizhıyarları omurgalılara hiç benzerlik göstermez. Fakat, Protostomia ve Deuterostomia arasındaki farklılıkları tartışırken gördüğümüz gibi bazı özellikler, derisidikenlileri, yarımkordalıları ve kordalıları birbirine bağlamakta ve onları tüm Protostomia şubelerinden ayrı kılmaktadır. Bu özellikler, embriyonik blastopordan anüs oluşması, radyal ve indeterminat segmentasyon (blastomerlerin kaderi önceden saptanmamış), mezodermin cep yaparak oluşması, ve mezodermal cepler içerisindeki boşlukların sölom olarak gelişmesidir.

Yarımkordalılar, zoologlar için uzun süre ilgi odağı olmuştur. Çünkü onların hem derisidekinlilere hem de kordalılarla olan gözle görülebilir yakınlıkları, bu iki büyük ve önemli şube arasındaki akrabalık ilişkisini ortaya koymak için ilave kanıtlar sağladığı görülmektedir. Yarımkordalıların silli larvaları, bazı derisidikenlilerin larvalarına öylesine fazla benzerlik gösterirler ki, ilk keşfedildiklerinde yanlışlıkla derisidikenli oldukları sanılmıştı. Bazen ***dipleurula*** (Şekil 24.80) olarak adlandırılan bu larva tipi, sadece derisidikenlilerde ve yarımkordalılarda bulunur[19]. Ağzın etrafını halka şeklinde saran bir sil bantına sahiptir. Böylece bu larva, birçok Protostomia üyesinde (bazı Turbellaria türlerini, lofoforlu şubeleri, yumuşakçaları ve halkalı solucanları kapsayan) bulunan larvadan yani vücudun ön kısmını ağız hizasında halka şeklinde saran sil bantına sahip trokofor larvasından farklılık göstermektedir. Yukarıda değinilen embriyoların erken dönemlerindeki benzerlikler, yarımkordakların ve derisidikenlilerin benzer larvaları, bu iki grubun ortak bir atadan dallanmış olmaları gerektiğine işaret etmektedir. Derisidikenlilerdeki karmaşık metamorfozla, bilateral simetrik larvadan, ışınsal simetrili ergin meydana gelmektedir. Derisidikenlilerin atasal tipten büyük ölçüde sapmış olduğu görülmektedir ve yarımkordalılar büyük bir olasılıkla atasal forma daha yakındır.

[19] Hemichordata larvasına tornaria adı verilir. Buna benzerlik gösteren Echinodermata larvasına bipinnaria denir (Şek. 13.18, s. 359). Bunların her ikisinde dipleurula tipindedir.

TABLO 24.1 *Bellibaşlı bazı hayvan şubelerinin karşılaştırılması*

Özellik \ *Şube*	*Cnidaria*	*Platyhelminthes*	*Pseudosölümat şubeler*	*Mollusca*	*Annelida*	*Arthropoda*	*Echinodermata*	*Hemichordata*	*Chordata*
Simetri	Radial	Bilateral					İkincil olarak radial	Bilateral	
Zigotun bölünmesi	Determinate						Indeterminate		
Vücut boşluğu	Yok		Pseudosölom	Sölom çok indirgenmiş	Sölom	Hemosöl sölom bozulmuş	Sölom		
Sindirim kanalı	Gastrovasküler boşluk		Tam, blastopordan gelişen ağız var				Tam, blastopordan gelişen anüs var		
Dolaşım sistemi	Yok			Açık	Kapalı	Açık	Özel bir tip; çoğunlukla az gelişmiş	Açık	Kapalı (tunikaktlar-dakilerin dışında)
Silli larva	Planula	Bazılarında trokofor benzeri	Yok ya da özgün tipte	Trokofor		Yok	Dipleurula		Yok
Segmentasyon	Yok	Yok ya da çoğalma ile bağlantılı	Yok		Var		Yok		Var

Yarımkordalıların kordalılarla olan en belirgin benzerliği, tüm kordalılarda bulunan fakat hayvanlar aleminde başka hiçbir grupta rastlanmayan solungaç yarıklarıdır. Yarımkordalılar, bazen içi boş olan dorsal sinir şeridine sahiptir. Bu sinir şeridi, kordalılara özgü olan içi boş sinir şeridine benzerlik gösterir. Bu benzerlikten dolayı, Yarımkordalılar, uzun yıllar, Chordata şubesinin ilkel üyeleri olarak kabul edilmiştir. Şimdi, gerçekte, derisidikenlilere kordalılardan daha yakın ayrı bir şube olarak genellikle kabul edilmelerine karşın, onların hem Chordata ile hem de Echinodermata ile olan bağlarının kabülü, bu iki büyük grup arasındaki filogenetik akrabalık ilişkisini açığa çıkarmaya yardım etmektedir. Burada, kordalıların derisidikenlilerden türediğine ilişkin bir fikir olmadığına; fakat basitçe, bu iki grubun ortak bir atadan birbirinden ayrı zamanlarda dallandığına dikkat etmek gerekir.

Büyük hayvan şubelerinin bazı önemli özellikleri, Tablo 24.1'de karşılaştırılmıştır.

ÇALIŞMA SORULARI

1. Neden birçok sucul omurgasız en büyük karasal omurgasızlardan daha büyüktür?
2. Böceklerin denizel ortamda başarılı olmamasını gösteren belirgin (ya da olası) nedenler var mıdır? (ss. 693-94; sayfa 812-14, 882, 888 ve 894-95'de verilen böcek ve omurgasızlar fizyolojisi konusuna göz atabilirsiniz).

3. İki-üç ve dört konaklı parazitlerin yaşam döngüsünün karmaşıklığı gereksiz görülebilir. Ara konaklar, parazit ana konaktan ayrılıp tekrar ana konağa rastlayıncaya kadar parazitin besin gereksinimini karşılaması bakımından gerekli görünebilir; bununla ilgili başka nedenler ileri sürebilir misiniz? (ss. 667-70)
4. Hayvanların evriminde temel atılımlardan birisi, ayrı giriş ve çıkışı olan tam bir sindirim sisteminin gelişmesidir. Karasal hayvanların gaz değişim organları, taze havanın girmesi ve kirli havanın çıkması için tek bir deliğe sahip olduğuna göre, akciğerleri, aslında blastula benzeri bir kalıntı olarak düşünür müsünüz? (s. 671)
5. Şekil 24.32 ve 24.33 de verilen senaryolar arasında, karar vermede, hangi dört şubeyi sıralama yapmak için seçersiniz? Her bir modelin desteklenmesi durumunda hangi sonuçlar çıkacaktır? (s. 673).

BÖLÜM İLE İLGİLİ KAVRAMLAR

- Süngerlerin ayırt edici özellikleri
- Işınsal simetrili şubelerin ayırt edici özellikleri
- Plakula hipotezi ve gastrulasyonun kökeni
- Eumetazoa üyelerinin temel vücut planı: asölomat, pseudosölomat ve sölomat
- Protostomia ve Deuterostomia üyelerinde gelişmenin karşılaştırılması
- Bellibaşlı yumuşakça grupları ve ayırt edici özellikleri
- Halkalısolucanların ayrıt edici özellikleri
- Bellibaşlı eklembacaklı grupları ve ayırt edici özellikleri
  - Genel özellikler
  - Karasal yaşam için uyum
  - Kabuklulara özgü özellikler
  - Böceklere özgü özellikler
  - Bellibaşlı böcek grupları
- Derisidikenlilerin ayırt edici özellikleri

ÖNERİLEN KAYNAKLAR

BARNES, R. D., 1987. *Invertebrate Zoology,* 5th ed. Saunders, Philadelphia. *Rather technical, comprehensive treatment of all the invertebrate groups.*

BUCHSBAUM, R., 1987. *Animals Without Backbones,* 3rd ed. University of Chicago Press, Chicago. *One of the most readable and fascinating discussions of the invertebrates ever written. Not technical.**

BUCHSBAUM, R., and L. J. MILNE, 1960. *The Lower Animals: Living Invertebrates of the World.* Doubleday, Garden City, N.Y. *One of the "Living Animals of the World" books. Like the others in the series —on amphibians, birds, fish, insects, mammals, and reptiles—beautifully illustrated, well written, and nontechnical.*

DARWIN, C., 1842. *Structure and Distribution of Coral Reefs,* 1984 reissue. University of Arizona Press, Tucson.

EVANS, H. E., 1984. *Insect Biology.* Addison-Wesley, Reading, Mass. *Probably the best entomology textbook available.*

GOREAU, T. F., N. I. GOREAU, and T. J. GOREAU, 1979. Corals and coral reefs, *Scientific American* 241 (2). (Offprint 1434)

HADLEY, N. F., 1986. The arthropod cuticle, *Scientific American* 255(1). *On the multipurpose exoskeleton, whose evolutionary development made arthropods the dominant form of life on the planet (as judged by species number).*

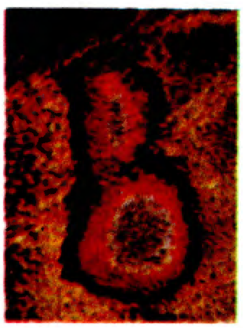
McMENAMIN, M. A. S., 1987. The emergence of animals, *Scientific American* 256 (4). *On the first invertebrates.*

RICHARDSON, J. R., 1986. Brachiopods, *Scientific American* 255(3).

*Available in paperback.

Bölüm 25

KORDALI HAYVANLAR: SIRTİPLİLER



Bu bölümün tümü tek bir şubeye (filuma), yani Chordata (kordalılar = sırtipliler)'ya ayrılmıştır. Kordalılar içerisinde yer alan omurgalı hayvanların tümü tıpkı insanlarda olduğu gibi omurgaya sahiptirler. Fakat kordalıların hepsi omurgalı değildir; gerçekte kordalıların üç altşubesinden ikisi omurgasızdır.

Chordata şubesi genel olarak Tunicata (ya da Urochordata), Cephalochordata ve Vertebrata olmak üzere üçe ayrılır. Bu altşubelerin üyeleri üç önemli ortak özelliğe sahiptirler: (1) Tümünde, en azından embriyonik dönemde, ***notokort*** (sırtipi) adı verilen bir yapı bulunur. (Bu nedenle "Chordata" olarak adlandırılırlar). Notokort esnek, destekleyici bir yapı olup, hayvanın sırt kısmında ve hemen sinir kordonunun altında yer alır. (2) Gelişimlerinin belirli bir evresinde hepsi yutak yarıklarına (ya da keselerine) sahiptirler. (bu yarıklar genellikle "solungaç yarıkları" olarak adlandırılır ve bunlar beslenme amacıyla kullanılan hayvanlarda daha sonra kaybolabilir ya da hayvanın evrimsel gelişimi sırasında işitme ve gaz alışverişini sağlamak amacıyla değişebilir. Bu özelliklerinden dolayı solungaçlar olarak adlandırılır). (3) Tümünde sırt kısmında ve notokortun üstünde yer almasıyla tipik olan boru şeklinde bir sinir kordonu bulunur. Tunicata ve Cephalochordata'nın üyeleri omurga taşımadıklarından dolayı omurgasızdırlar.

OMURGASIZ KORDALILAR = OMURGASIZ SIRTİPLİLER

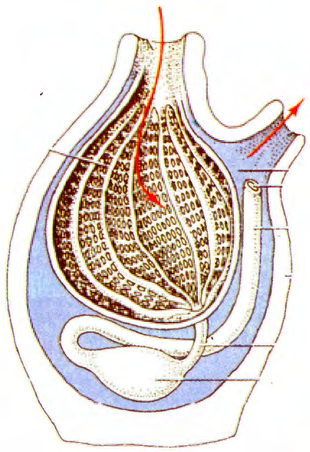
ALTŞUBE (SUBFİLUM) TUNICATA (TUNİKATLAR = TULUMLULAR)

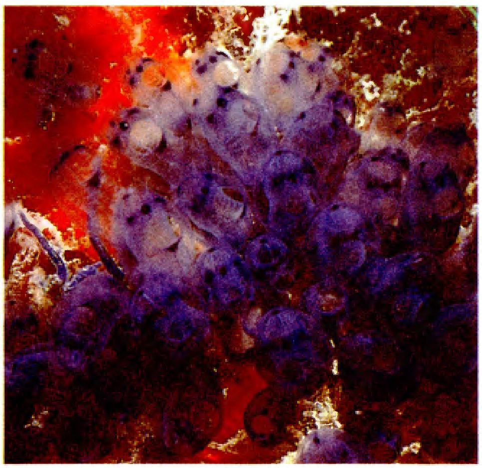
Tunicata'nın en iyi bilinen sınıfının ergin bireyleri denizlerde sesil (sabit) olarak yaşarlar ve yutak yarıkları dışında diğer kordalılara çok

az benzerler[1]. Ağızdan alınan su (bu kısım suyun giriş sifonu olarak adlandırılır) geniş bir yutağa geçer. Oradaki yutak yarıklarında süzülerek atriyum adı verilen boşluğa ulaşır. Buradan da suyun çıkış sifonu ile dışarı atılır (Şekil 25.1). Yutak yarıklarının hem besleme hem de gaz alışverişi görevi vardır. Bu kısım bir süzgeç gibi hareket ederek kendisine ulaşan sudaki küçük besin parçalarını ayıklar. Besin parçaları endostil olarak adlandırılan yutağın kirpikli (silli) ve girintili çıkıntılı kısımlarındaki bir mukus tabakası tarafından yakalanır ve bu tabaka ile özofagusa ve oradan da mideye taşınır. Bir varsayıma göre kordalılar için çok gerekli ve belirgin özelliklerden olan yutak yarıkları ilk önce süzerek beslenmeye uyum sağlamak amacıyla gelişmiş ve daha sonra gaz alışverişi için de kullanılmaya başlanmıştır.

Serbest olarak hareket eden tunikat larvaları diğer kordalılara daha çok benzerlik gösterirler. Bilateral simetrili ince uzun vücutları ve uzun kuyrukları ile kurbağa larvalarını andırırlar. Kuyruk bölgesinde iyi gelişmiş bir sinir kordunu ve onun altında da bir notokort bulunur (Şekil 25.2). Larvalar bir yere tutunup erginleşmek üzere metamorfoz (başkalaşım) geçirmeye başlayınca notokortu ve sinir şeridinin büyük bir bölümünü kaybederler.

Bazı biyologlar tunikatların ve gelişmiş kordalıların bu günkü tunikat larvalarına benzeyen ve suda serbest yüzen ortak bir atadan geldiklerini savunurlar. Eğer bu doğru ise tunikatların sesil yaşayan bugünkü ergin bireyleri daha sonra gelişmişlerdir. Buna karşı olan diğer varsayıma göre de, ortak ata sesil olup ergin tunikatlara daha çok benzemektedir ve omurgalılar onun hareketli larvalarından oluşmuşlardır. Diğer bir ifade ile, omurgalılara giden evrimsel çizgide larva, yapısını korumuş, metamorfoz geçirmeyen bir özellik kazanmış ve sesil yaşayan atasal formları oluşturmuştur.





25.1 Ergin tunikat
Üstte: Oklar solunum suyunun hareket yolunu göstermektedir. Su, giriş sifonundan yutak yarıklarına oradan atriyuma geçer ve daha sonra çıkış sifonundan vücudu terkeder. Oksijen, yutak yarıklarında sudan absorbe edilir, böylece yutak yarıkları solungaç görevi yaparlar. Yutağa su ile taşınan besin parçacıkları, yutak yarıklarından geçmezler ve yutaktan özofagusa taşınırlar. Altta: Avustralya'da, Büyük Bariyer Mercanlığındaki bir *Podoclavella muluccensis* kolonisi.

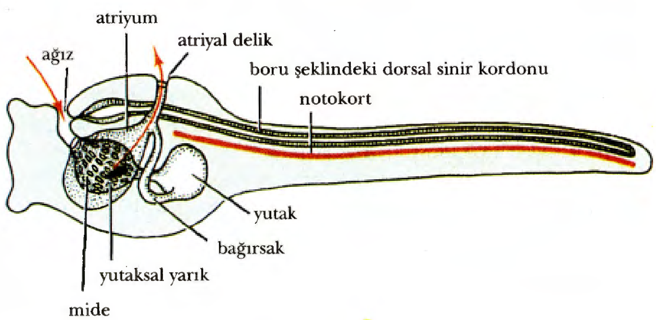
ALTŞUBE (SUBFİLUM) CEPHALOCHORDATA = BAŞIKORDALILAR

Bu küçük deniz hayvanlarının yaklaşık 30 türü vardır. Yüzme yeteneklerinin yanı sıra zamanlarının çoğunu kuyrukları aşağıda ve yalnız vücudun ön kısmı dışarıda kalacak şekilde, sığ sularda kumlara gömülerek geçirirler. Bunlar besinlerini süzerek alırlar. Tunikatlarda olduğu gibi suyu ağızlarından alırlar ve yutaklarında su içerisindeki besinleri süzerek beslenirler. Su, yutak yarıklarından geniş bir boşluk şeklinde olan atriyuma geçer ve oradan atriyal delik aracılığıyla dışarı atılır. Oksijen, suyun yutak yarıklarından geçişi sırasında alınır. Buna ek olarak oksijen, vücut yüzeyinin diğer kısımlarından da gaz alışverişi şeklinde sağlanır.

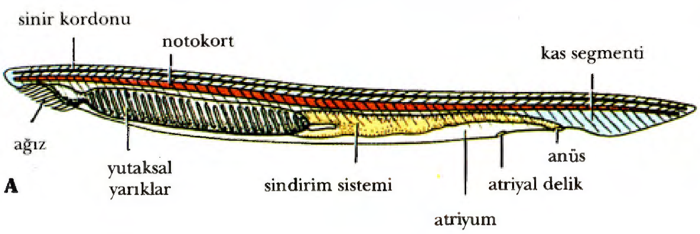
Besin parçacıkları yarıklardan geçmezler ve yarıkların arkasındaki sindirim sistemine taşınırlar.

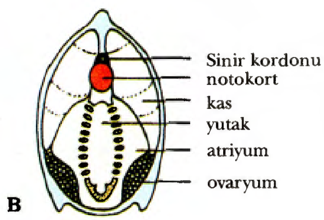
Başıkordalıların en çok tanınan cinsi, çoğunlukla amfiyoksus olarak isimlendirilen *Branchiostoma*'dır. Tipik bir başıkordalı örneğinin vücudu 5 cm. uzunluğunda, yarı saydam ve balığa benzer (Şekil 25.3). Sırt kısmında bulunan boru şeklindeki sinir kordonu ve notokort iyi gelişmiş olup hayatları boyunca kalırlar. Tunikata'da görülmeyen; fakat hem başıkordalılarda ve hem de omurgalılarda bulunan tipik bir özellik segmentasyondur. Başıkordalılarda bu segmentasyon daha çok kaslarda görülür ve "V" harfi şeklindedir.

[1] Tunikatların iki küçük sınıfının üyeleri serbest yüzen planktonlardır.



25.2 Bir tunikat larvası
Oklar suyun giriş-çıkış yönünü göstermektedir.







25.3 Bir ergin başıkordalı (amfiyoksus)
(A) Boyuna görünüm. (B) Enine kesit, yutak, yutak yarıkları ve atriyum arasındaki ilişkiyi gösteriyor.

OMURGALI DOKULARI

Omurgalı isminin ifade ettiği gibi, bu altşubedeki hayvanlar bir seri omurun oluşturduğu omurga ile özellik kazanmışlardır. Bu omurlar, birçok omurgalı hayvanın yalnız embriyo döneminde sahip oldukları notokortun etrafında gelişirler. Amfiyoksusta olduğu gibi, bir omurgalı vücudunun bazı kısımlarında ve özellikle omurlarla bazı temel vücut kaslarında, uzunluğuna segmentleşme görülür.

Eklembacaklılar gibi omurgalıların birçok türü de tümüyle karasal yaşama uyum göstermişlerdir. Her ikisinde de vücuda gerekli desteği ve hareketi sağlamak ve besin, gaz ve atık maddelerin taşınmasını gerçekleştirebilmek için özenle hazırlanmış yapılar geliştirilmiştir. Bu ve bundan sonraki kısımda omurgalı doku ve organlarını kısaca inceleyeceğiz. Bu, giriş kısmından sonra anlatılacak olan evrimsel gelişim evrelerinin daha kolay anlaşılmasına yardımcı olacak ve V. kısımdaki karşılaştırmalı fizyoloji için bir hazırlık oluşturacaktır.

TABLO 25.1 *Hayvansal dokuların sınıflandırılması*

Ana gruplar	*Alt gruplar*
Epitel doku	Bir katlı epitel doku
	Yassı epitel
	Kübik epitel
	Silindirik epitel
	Çok katlı epitel doku
	Çok katlı yassı epitel
	Çok katlı kübik epitel
	Çok katlı silindirik epitel
Bağ doku	İletim dokusu
	Kan
	Lenf
	Gerçek bağ doku
	Gevşek bağ doku
	Sıkı bağ doku
	Kıkırdak
	Kemik
Kas doku	İskelet kası
	Düz kas
	Kalp kası
Sinir doku	

Hayvan dokuları, epitel doku, bağ doku, kas doku ve sinir doku olmak üzere, genellikle, 4 gruba ayrılır. Bunların herbiri, özellikle bağ dokusu çok sayıda altgruplara ayrılmaktadır. Altgrup ayırımı genellikle memeliler için söz konusudur (özellikle insanlarda) ve bu gruplandırma omurgasızlar için gereksiz olmasına karşın diğer hayvanlara da uygulanır. Hayvan dokuları için burada yapılan sınıflandırma Tablo 25.1'de özetlenmiştir.

EPİTEL DOKU

Epitel doku, vücudun iç ve dış yüzeylerini astarlar ya da örter. Derinin en dış tabakası, sindirim sistemi, akciğerler, kan damarları, birçok kanal, vücut boşluğu ve benzeri kısımlarda olduğu gibi birçok kısım epitel doku ile kaplıdır. Epitel hücreleri birbirine sıkıca bağlıdırlar. Aralarında çok az miktarda ara maddesi bulunur ve hemen hemen hiç hücre arası boşluk yoktur. Böylece derinin altında kalan hücrelere, dış etkilerden korunmaları için devamlı bir destek sağlanmış olur. Çünkü vücuda giren ve çıkan herşey bu epitel tabakasını geçmek zorundadır. Çeşitli epitel hücrelerinin farklı geçirgenlik özellikleri, vücudun çeşitli kısımları arasındaki madde alışverişinde ve vücut ile dış ortam arasındaki madde değişiminin düzenlenmesinde oldukça önemli bir rol oynar.

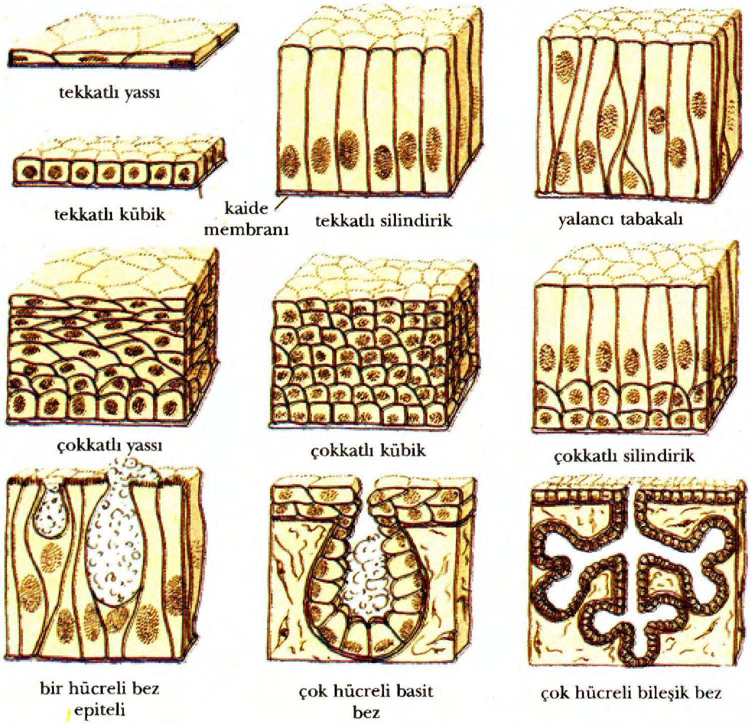
Epitel dokunun bir yüzeyinin genellikle hava ya da bir sıvı ile bir diğer yüzeyinin ise diğer hücre tabakalarıyla temas etmesi ve epitel dokunun maddelerin geçişlerinde önemli bir rol oynaması nedeniyle, alt ve üst tabakalarındaki hücrelerinin belirgin farklılıklar göstermesi beklenen bir durumdur. Çoğu özelleşmiş durumlarda hücrenin serbest kenarı genellikle kirpik, saç ya da parmak şeklinde kısa uzantılar taşır. Bazen de hücre yüzeyi mumsu bir madde ya da mukus ile örtülü olabilir. Beklenildiği gibi bir epitel hücresinin plazma zarı onun geçirgenlik özelliği nedeniyle tekdüze değildir. Hücrenin dışındaki çevre ile temasta bulunan zarın dış kısmı, diğer epitel hücreleriyle komşu olan iç kısımdan oldukça farklıdır (Şekil 25.4).

Epitel hücreleri, yassı, kübik ve silindirik olmak üzere 3 gruba ayrılır (Şekil 25.5 ve 25.6). **Yassı epitel** hücrelerinin genişliği kalınlığından daha fazla olup ince ve düz bir yüzey görüntüsüne sahiptirler. **Kübik hücrelerin** ise yaklaşık olarak kalınlığı genişliğine eşittir ve isminden de anlaşıldığı gibi, kare şeklindedir. Buna karşılık doku yüzeyleri incelendiğinde daha çok 6 kenarlı bir çokgene benzerlik gösterirler. **Silindirik epitel** hücrelerinin kalınlıkları genişliklerinden çok fazladır. Dikey kesitlerinde dikdörtgene benzerler

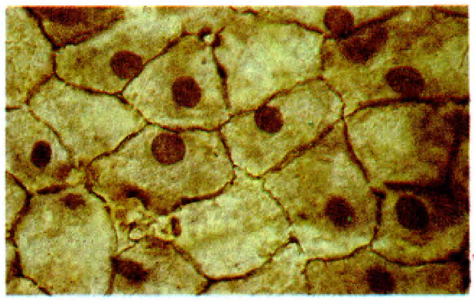
Epitel doku bir hücre kalınlığında ya da iki ya da daha fazla hücre kalınlığında olabilir. Bir hücre kalınlığında olduğu zaman **bir katlı epitel**, birden fazla hücre kalınlığında oluduğu zaman ise **çok katlı epitel** doku olarak adlandırılır. Buna ek olarak **yalancı çok katlı epi-**



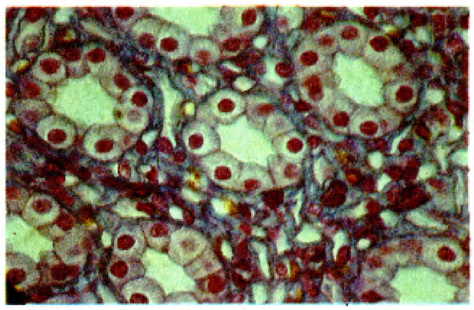
25.4 İnsan trakeasından alınmış yalancı tabakalı bir silindirik epitel doku. Kirpiklerin koyu kaide cisimcikleri ve uzun koni şeklindeki fibrilli kökçükler açıkça görülmektedir. Epitel hücrelerinin üzerinde oturduğu kaide zarına dikkat ediniz.



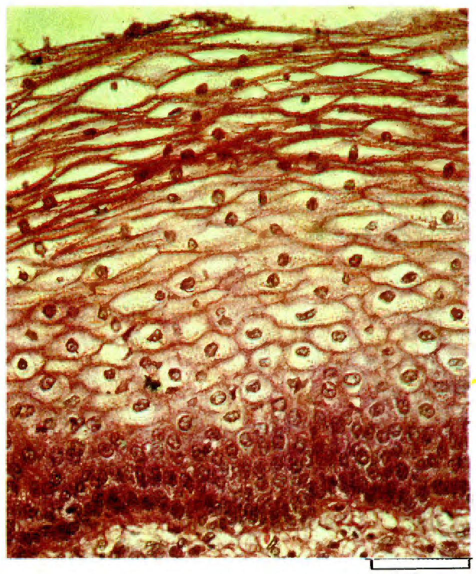
25.5 Epitel dokular



Tekkatlı yassı (kedi epitelinden) 0.01 mm



Tekkatlı kübik (kedi böbreği tübüllerinden) 0.01 mm

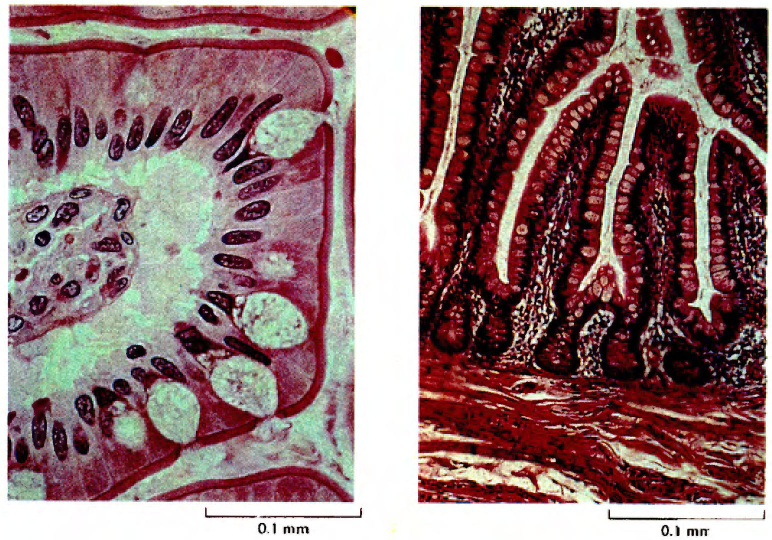


Çokkatlı yassı (insan vaginasından) 0.05 mm

25.6 Epitel doku fotoğrafları

tel olmak üzere üçüncü bir grup mevcuttur ve bu doku çok katlı görünmesine karşın gerçekte öyle değildir. Gerçek çok katlı epitel dokuda yalnız en alt sıradaki hücreler bu alt kısımdaki zar ile temas ederken, yalancı çok katlı epitelde tüm hücreler bu kısım ile temas eder. Hücre şekillerine ve dokuda yer alan hücre sırası sayısına göre isimlendirilen çeşitli epitel doku tipleri vardır. Çok katlı epitel dokuda, en üst sırada yer alan hücreler, isimlendirmede esas alınır. Epitel doku, bir katlı yassı, bir katlı kübik, bir katlı silindirik, çok katlı yassı, çok katlı kubik, çok katlı silindirik ve benzeri şekillerde gruplara ayrılır. Tüm epitel doku tipleri, genellikle kollajen fibriller içeren bir hücre dışı kaide zarı ile alt kısmındaki dokulardan ayrılırlar (Şekil 25.5).

Epitel hücrelerinin bazıları salgı bezi şeklinde özelleşerek, yüzeylerinden ter, yağ ve mukus gibi salgılar salarlar (Şekil 25.6 ve 25.7).



25.7 Salgı bezleri fotoğrafları

Bazen epitel dokunun bir kısmı içeriye doğru çökerek çok hücreli bir bez meydana getirir.

BAĞ DOKU

Bağ dokusundaki hücreler her zaman bir hücre arası madde içerisinde bulunurlar. Bağ dokusunun toplam hacminin büyük bir kısmını hücre arası madde oluşturur ve bu sayede hücreler birbirine temas etmezler. Hücre arası madde sıvı, yarı katı ya da katı olabilir. Bağ dokusu genellikle 4 ana gruba ayrılır: (1) kan ve lenf ya da iletim dokusu; (2) Özel bağ doku; (3) kıkırdak; (4) kemik. Bazen bunların son üçüne destekleyici doku da denir.

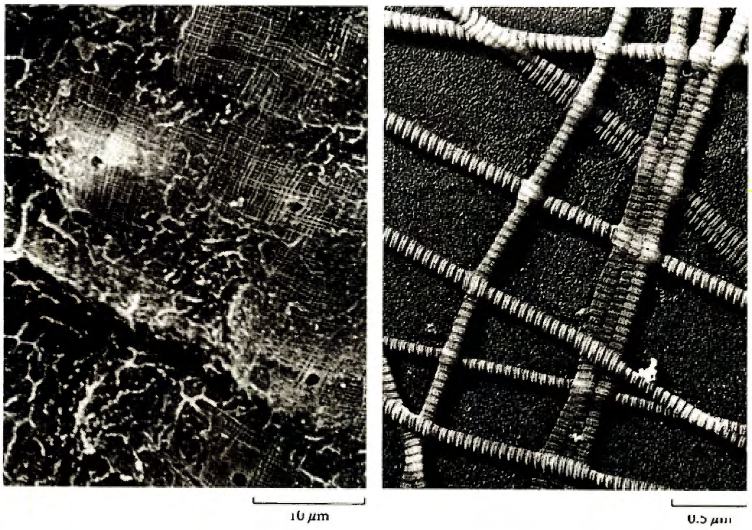
Kan ve lenf: Kan ve lenf, hücre arası maddesinin sıvı olduğu atipik bağ dokulardır. Bu doku Bölüm 30'da ayrıntılı olarak incelenecektir.

Özel bağ doku: Özel bağ doku, çok çeşitli yapılara sahip olmakla birlikte hücre arası maddede her zaman çok sayıda fibriller bulunur. Bu fibriller üç tiptir:

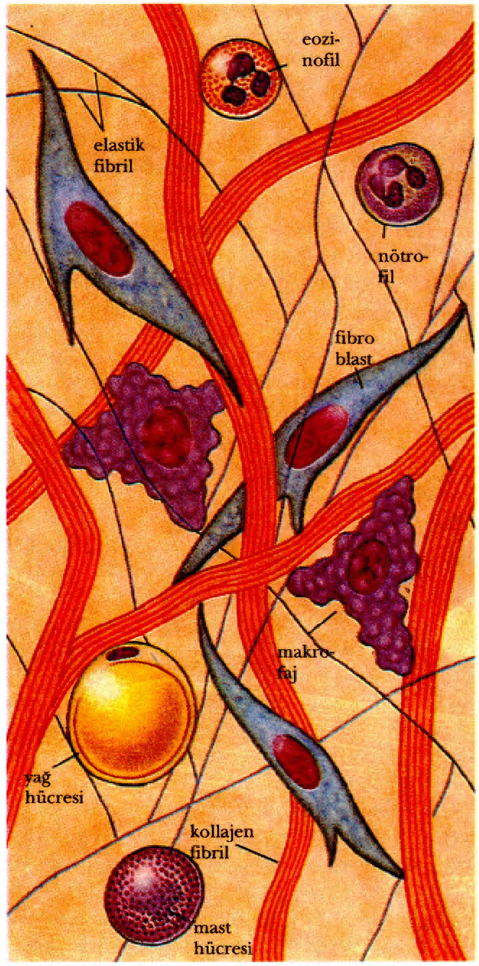
Kollajen fibriller (ya da beyaz fibriller), en çok bulunan fibriller olup, bir protein olan kollajeni içeren ince telciklerden meydana gelmişlerdir. Bu nedenle hayvan vücudundaki toplam protein miktarının büyük bir kısmını oluşturur (Şekil 25.8). Bu tip fibriller esnek olup onları içeren dokulara dayanıklılık ve esneklik kazandırır.

Elastik fibriller (ya da sarı fibriller), onların isminden de anlaşılacağı gibi kolayca uzayabilirler. Uzamayı sağlayan kuvvet ortadan kalktığında tekrar eski uzunluklarına dönerler. Elastik fibriller kollajen fibrillerden daha ince olup elastin proteininden oluşurlar.

Ağsı fibriller, uzantıları üst üste aşarak ağsı bir yapı oluştururlar. Onlar özellikle epitel ve bağ doku arasındaki kaide zarında olduğu gibi, bağ doku ve diğer dokuların birbirleriyle birleştikleri kısımlar-



25.8 Kollajenin elektronmikroskobu fotoğrafı. Solda: Bir topraksolucanının derisindeki kollajen fibril ağının skanning EM'si. Sağda: Bir buzağı derisindeki kollajen fibrillerin fazla miktarda büyütülmüş EM'si.



25.9 Gevşek bağ doku
Çok çeşitli şekildeki hücreler, çeşitli madde ve fibrillerden meydana gelmiş yaygın bir hücre ara maddesi içerisine gömülmüştür.

da bulunduklarından önemlidirler. Özel bağ dokuda genellikle birçok farklı hücre bulunur (Şekil 25.9). Onların birçok değişik görevi vardır.

1. Fibroblastlar fibrilleri oluşturan proteinleri salgılarlar.

2. Makrofajlar düzensiz şekilli hücreler olup kan damarlarının yakınında yer alırlar ve iltihaplanma durumunda harekete geçerler. Bölüm 15'te gördüğümüz gibi onlar amipsi bir hareketle ölü kan hücreleri gibi parçacıkları ve bakterileri yutarlar.

3. Mast hücreleri kanın pıhtılaşmasını sağlayan heparini ve kılcal damarların geçirgenliğini artıran histamini salgılarlar.

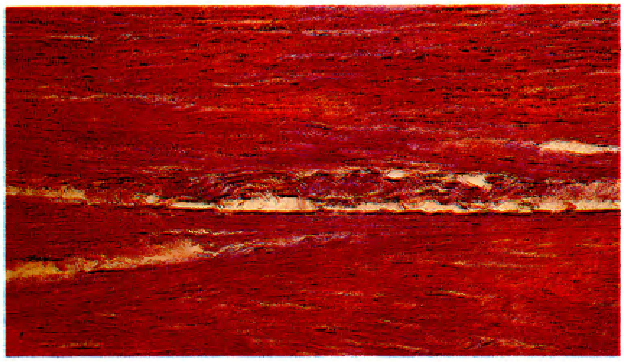
4. Yağ hücreleri yağ depolamak üzere oldukça özelleşmişlerdir. Bağ dokusunda çok fazla miktarda bulunduklarından onlar genellikle adipoz doku olarak adlandırılırlar.

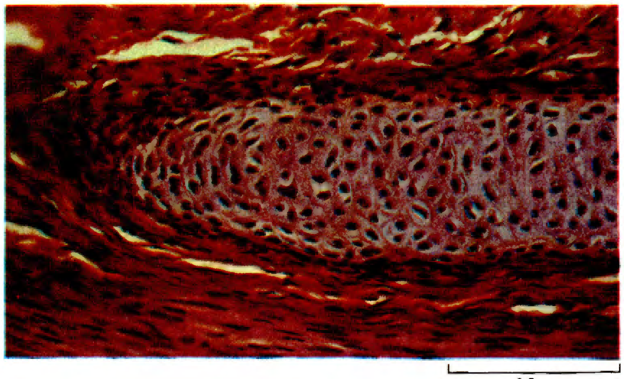
5. Akyuvarların bazı tipleri enfeksiyona karşı görev alırlar. Bazıları kan lenf ve özel bağ doku arasında kolayca hareket edebilirler. Bu durum, bu dokular arasındaki yakın ilişkiyi gösterir.

Hücreler ve fibriller su, protein, karbohidrat ve lipidlerden oluşan oldukça şekilsiz bir karışım halindeki ara maddesi içerisinde bulunurlar. Bu maddelerin, kan tarafından oluşturulan bir sıvı olan doku sıvısı ile benzerliği vardır.

Özel bağ dokusu genellikle, gevşek bağ doku ve yoğun bağ doku olarak iki ana gruba ayrılır. Bunların aralarında belirgin bir fark olmadığı gibi bazen ikisi arası tipler de görülebilir.

Gevşek bağ doku gevşek bir şekilde bulunan fibriller, çok fazla miktardaki ara maddesi ve çok değişik şekillerdeki hücrelerin varlığı ile özellik kazanmıştır (Şekil 25.9). Hayvan vücudunda geniş bir yer kaplar.





25.10 Tendon ve kıkırdak fotoğrafları
Solda: Destek doku ile kuşatılmış olan bir insan tendonunun boyuna kesiti. Sağda: insan soluk borusu duvarında bulunan hiyalin kıkırdağın kesiti.

Eğer vücuttaki bütün diğer dokular yok edilse bile gevşek bağ dokusu tek başına vücudun dış şeklini ve birçok iç organın şeklini bozulmadan koruyabilir. Lenf bezleri, kemik iliği ve karaciğerin temel yapısını gevşek bağ dokusu oluşturur. Bu doku diğer bütün dokuları sarar, destekler ve çeşitli dokuların elemanları arasındaki bağlantıyı sağlar. Örneğin, bu doku kas liflerini birbirine bağlar; deri ile alt kısmındaki dokular arasında bağlantıyı sağlar ve karın boşluğu ve kalbi astarlayan zarları oluşturur; iç organları bulundukları yerde tutan ve bu organları ya da bunların çeşitli kısımlarını birbirine bağlayan ve mezenter olarak adlandırılan zarları oluşturur; organlar arasındaki boşlukları dolduran bir dolgu maddesi olarak görev yapar ve kan damarları çevresinde ince bir zar oluşturarak onlarla birlikte birçok organın iç kısımlarına kadar ulaşır. Esnekliği sayesinde gevşek bağ dokusu, bağladığı ve birleştirdiği kısımlar arasındaki harekete izin verir.

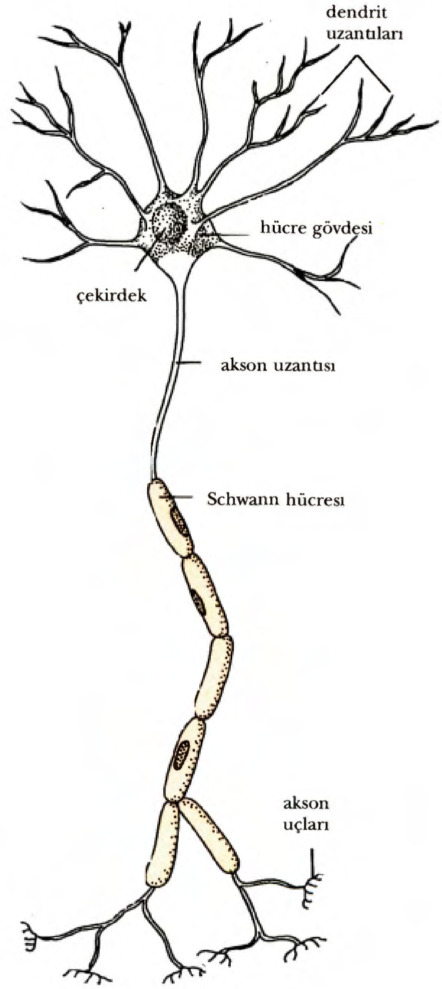
Yoğun bağ dokusu çok yoğun bir şekilde bulunan fibrilleri, sınırlı miktardaki ara maddesi ve oransal olarak az sayıdaki hücreleriyle özellik kazanmıştır. Fibriller, derinin dermis tabakasında ya da kemik zarında (periostea) olduğu gibi ağsı bir yapı göstermeksizin düzensiz bir şekilde sıralanmış ya da kasları kemiklere bağlayan kirişlerde (Şekil 25.10 sol) ya da kemiği kemiğe bağlayan ligamentlerde görüldüğü gibi, genellikle birbirlerine paralel olarak uzanmış halde ve düzgün şekilli olabilirler.

Kıkırdak: Kıkırdak yoğun fibrilli bağ dokudan türemiş olup hücre arası maddesi lastik benzeri bir yapıya sahiptir (Şekil 25.10 sağ). Hücre arası madde içerisinde oldukça az sayıda hücre bulunur. Esnek olduğundan fazla miktarda yük taşıyabilir. Yapı, renk ve esneklik bakımından oldukça farklılıklar gösterir.

Kıkırdak doku, insan vücudunda burun, kulak (buralarda esnek bir destek sağlar), larinks ("ses kutusu"), soluk borusu (siz boğazınızın ön kısmındaki kıkırdak halkaları hissedebilirsiniz), omurlar ara-

sındaki yastıklar, kemiklerin birbirleriyle birleştiği yerler ve kaburgaların uçlarında bulunur. Omurgalı embriyolarının erken evrelerdeki iskeletlerinin büyük bir kısmı kıkırdaktan oluşur; zamanla gelişen kemikler kıkırdakların yerini alırlar. Fakat bazı omurgalı hayvan gruplarında, örneğin köpek balıklarında, ergin dönemde de kıkırdak bir iskelet varlığını korur.

Kemik çok sayıda kollajen fibriller, süpriz sayılacak miktarda su ve onu kuvvetlendiren kalsiyum karbonat ve kalsiyum fosfat gibi inorganik tuzlar içeren sert ve oransal olarak katı bir hücre arası maddeye sahiptir. Bu inorganik materyal bir olgunlaşmış kemiğin kuru ağırlığının %65'ini oluşturur. Az sayıda olan kemik hücreleri, hücre arası madde içerisinde, birbirlerinden oldukça uzakta yer alırlar (Şekil 37.7 ve sayfa 1071'e bakınız). Kemiğin histolojisini ayrıntılı olarak bölüm 37'de tartışacağız.



25.11 Sinir hücresi
Dentritler uyarıları hücre gövdesine doğru iletirler; aksonlar ise uyarıları hücre gövdesinden uzaklaştırırlar. Omurgalıların aksonları hemen hemen tüm uzunluğunca Schwann hücreleriyle örtülüdür. Böylece uyarıların iletimi hızlandırılır.

KAS

Kas hücreleri, diğer hücrelere göre daha çok kasılıp-gevşeme yeteneğine sahiptirler. Fakat protoplazma bu yeteneği belirli bir dereceye kadar taşıyabilir. Kaslar yüksek organizasyonlu hayvanlarda birçok hareketten sorumludurlar. Kas hücreleri genellikle ince-uzun olup birbirlerine bir kılıf ile ya da bağ dokusu yardımıyla bağlanmışlardır. Omurgalılarda 3 tip kas dokusu (Şekil 37.9 ve sayfa 1073'e bakınız) görülür: (1) birçok istemli hareketten sorumlu olan iskelet kası ya da çizgili kas; (2) birçok iç organın istemsiz hareketlerinden sorumlu olan düz kas ve (3) kalbi oluşturan bir doku şeklinde olan kalp kası. Omurgasızlarda bu üç kas tipinden bir ya da ikisi bulunmaz ve vücut içerisindeki düzenlenmeleri omurgalılara göre hemen hemen her zaman farklılık gösterir.

SİNİR

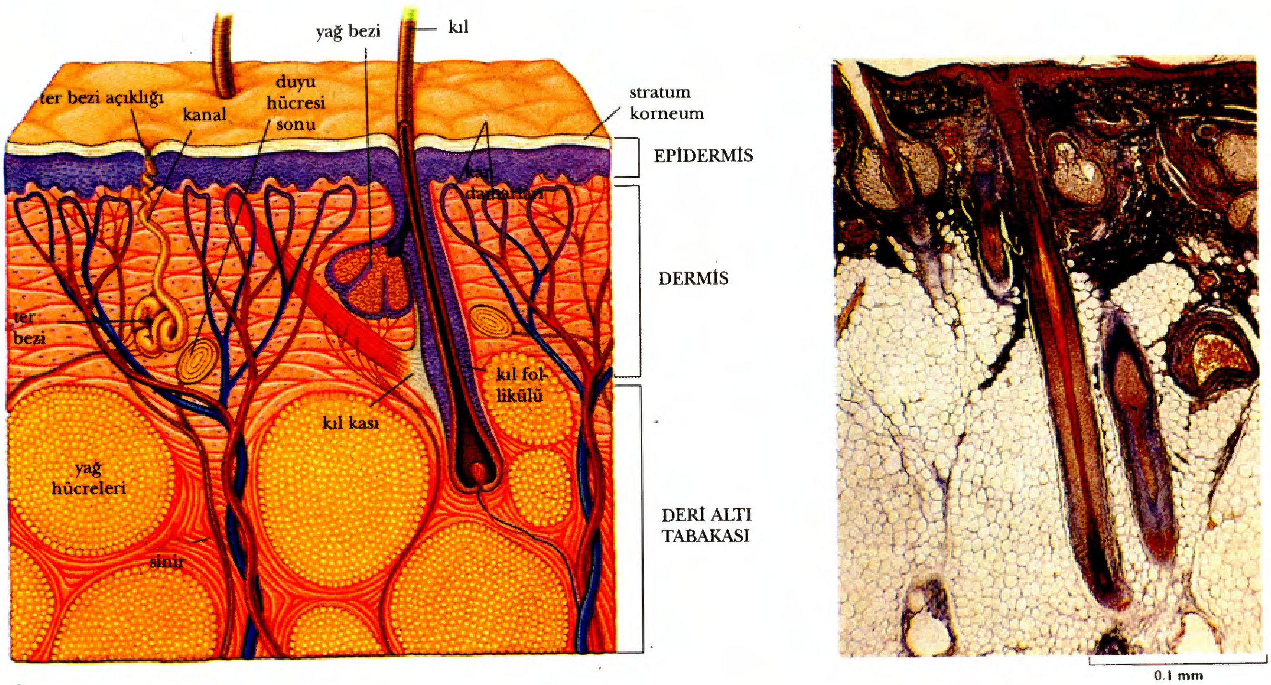
Bazı durumlarda protoplazma uyarılara karşı belirli bir duyarlılığa sahiptir. Fakat sinir dokusu bu amaç için oldukça yüksek bir düzeyde özelleşmiştir. Sinir hücreleri kolaylıkla uyarılabilirler ve uyarıları çok hızlı bir şekilde iletebilirler. Herbir hücre, hücre gövdesine, hücre çekirdeğine ve fibril adı verilen uzun ve ince bir ya da birkaç uzantıya sahiptir (Şekil 25.11). Böylece, sinir hücreleri, uyarıları çok uzak mesafelere iletebilmek için özel bir yapı kazanmışlardır. Bir sinir hücresi bir metre ya da daha fazla uzunlukta olabilir; bu uzunlukta olan başka bir hücre yoktur. Bir çok sinir fibrili bağ doku ile birbirine bağlanarak bir siniri oluşturur.

Sinir ve kas dokusunun ortak işlevleri, süngerler dışındaki tüm çok hücreli hayvanlar için önemlidir. Bu sayede, bir hayvan, uyarılara karşı kendine özgü bir hareket tarzı gösterir. Kasların ve sinirlerin görevlerini Bölüm 35-37'de ayrıntılı olarak inceleyeceğiz.

OMURGALI ORGANLARI

Çok hücreli basit canlılar, genellikle birbirlerinden çok az farklılık gösteren organlara sahiptirler. Fakat daha büyük ve daha gelişmiş hayvanlar, görev bakımından aralarında işbirliği olan ve organ sistemleri olarak adlandırdığımız çok sayıda özel organlara sahiptirler.

Çeşitli tipteki hücrelerin ve dokuların birleşmesiyle meydana ge-



25.12 İnsan derisinin enine kesiti
Fotoğraf, insan kafatası derisinden alınmıştır. Derinin dış kısmı olan epidermis (hücrelerin herbirini ayrı ayrı görmek olanaksızdır) çok katlı yassı epitel hücrelerinden oluşur. En dış tabaka (stratum corneum) birbirleriyle çok sıkı bir şekilde bağlanmış sert ve ölü hücrelerden meydana gelmiştir. Epidermisin daha alt tabakalarındaki aktif hücrelerin çoğalmasıyla oluşan hücreler, zamanla ölü hücreleri dışarı atarak onların yerlerini alırlar. Epidermisin altında bağ dokusundan meydana gelmiş olan dermis tabakası bulunur (fotoğrafta mavi olarak boyanmıştır). Kan damarları dermisin içerisine doğru uzanmış olup, edipermise kadar ulaşmazlar. Ter bezleri dermisin alt kısımlarında yer almaktadırlar. Bu ter bezlerinin kanalları dermisi ve epidermisi geçerek derinin üst yüzeyine kadar ulaşır ve oradan terbezi açıklıklarıyla dışarı açılırlar. Hem terbezleri hem de bunların kanalları epidermisten oluşurlar; bunlar başlangıçta epidermisin içeriye doğru çökmesiyle ve daha sonra dermisin bağ dokusu içerisine kadar uzamasıyla meydana gelirler. Kıllar ve kılların içerisinde yer aldığı alt tabakalarda bulunan folliküller de epidermisten meydana gelmiş olup, yine bunlar da epidermisin içeriye doğru çökmesiyle oluşurlar. Kıl follikülü tamamiyle geliştiğinde, follikülün yumru biçimindeki kaide kısmı ile kıl kökü derinin alt kısmındaki tabakada (subcutaneous tabaka) yer alır. Kılın sap kısmı ise eğik bir şekilde kökten deriye doğru uzanır ve dışarı çıkar. Çapraz bir şekilde, dermisin üst kısmından kıl follikülünün en alt ucuna doğru uzanan bir küçük kas mevcuttur. Bu kas kasılınca kılın dik durması sağlanır. Bir ya da birden fazla yağ bezi kıl follikülüne bağlıdır.
Dermis içerisinde çok sayıda sinir bulunur. Hatta epidermis içerisinde de az sayıda sinir bulunabilir. Kıl kası, ter bezleri ve kan damarları, ısı ve ağrıları algılamaya yarayan sinir uçları bunlar arasında sayılabilir. Dermis tabakasının altında bulunan, ondan kesin bir şekilde ayrılması mümkün olmayan ve deriden farklı bir kısım olduğu kabul edilen bölge ise subcutaneous tabaka (deri altı tabakası) olarak adlandırılır. Bu kısım çok gevşek yapıda olan bir bağ dokudan meydana gelmiş olup, çok sayıda yağ hücresi içerir. Bu kısım sayesinde deri vücuda bağlanır. Bu kısmın gelişmesinin şekli ve yayılma oranı olası deri hareketlerinin miktarını belirler.

len hayvan organına insan derisi bir örnek olarak gösterilebilir (Şekil 25.12). Resimden de anlaşılacağı gibi bizde bıraktığı ilk izlenimden farklı olarak oldukça karmaşık bir yapı gösterir. Deri, hayvanlarda bulunan 4 temel tipteki dokunun hepsini içerir: epitel doku, bağ doku, kas ve sinir doku. Bu dokuların belirli kısımlarının değişmesiyle, bezler, kanallar, kıllar, kan damarları ve duyu almaçları gibi oldukça karmaşık yapılar oluşur. Bütün bu yapı elemanları işlevsel bir organı oluşturmak için biraraya gelmişlerdir. Bu durumdaki bir organ çok farklı şekillerde görev yapar: Vücudun koruyucu bir örtüsü olarak, zararlı ve hastalık yapan organizmaların içeri girmesini engellemek; fazla su kaybını önlemek; birçok atık maddenin vücuttan uzaklaştırılmasını sağlamak; vücut sıcaklığının sabit tutulmasına yardımcı olmak; taşıdığı sinir uçlarıyla dış ortamdan gelen uyarıları almak ve besinleri depo etmek gibi görevleri vardır.

Deriye ek olarak, yüksek organizasyonlu bir hayvanın vücudunu oluşturan diğer birçok organ daha sonraki bölümlerde incelenecektir. Bunlardan bizim için önemli olanlar aşağıdaki şekilde gruplandırılmıştır:

1. Sindirim sistemi, besinlerin elde edilmesini ve kullanılabilir hale getirilmesini sağlar;
2. Solunum sistemi, oksijenin vücut içerisine alınması ve atık karbondioksidin dışarı verilmesi şeklindeki gaz değişimini sağlar;
3. Dolaşım sistemi; hayvanların iç taşıma sistemidir;
4. Boşaltım sistemi, yalnız vücuttan atıkların uzaklaştırılmasında değil, aynı zamanda vücut sıvılarının kimyasal yapılarının düzenlenmesinde de görev alır;
5. Endokrin sistemi, onların bezleri ve salgıladıkları hormonlar iç kontrolde önemli bir rol oynar;
6. Sinir sistemi, gelişmiş çok hücreli hayvanlarda birçok görevin gerçek bir şekilde eşgüdümünü sağlar;
7. İskelet sistemi, vücuda destek sağlar ve bazı hayvanlarda vücut şeklini oluşturur;
8. Kas sistemi, hayvanların hareketinde çok önemli görevleri vardır;
9. Üreme sistemi, yeni bireylerin oluşumunu sağlar.

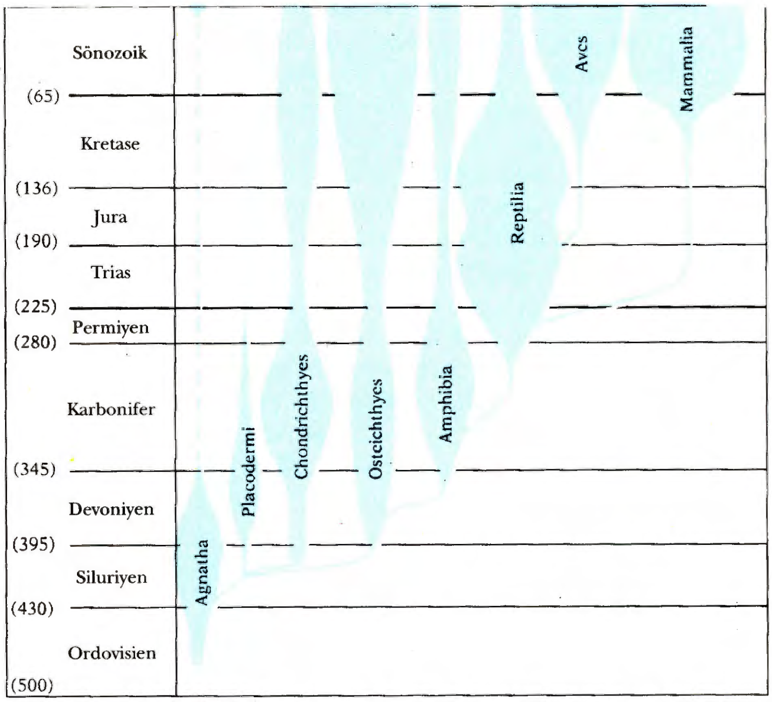
OMURGALI FİLOGENİSİ

Omurgalıların fizyolojisi ve davranışını bu kitabın V. kısmında geniş bir şekilde inceleyeceğiz. Esas olarak biz burada grupların evrimsel gelişim tarihleriyle ilgileneceğiz.

SINIF AGNATHA (ÇENESİZ BALIKLAR)

Kambriyen fosilleri arasında az sayıda fosili bulunan hayvan gruplarından birisi de omurgalılardır. Prekambriyende bazı kemik pulların kalıntısına rastlanmış olmasına karşın, bir bütün halindeki en eski

25.13. Omurgalı sınıflarının evrimi
Her bir jeolojik dönemin yaklaşık süreleri (milyon yıl olarak) parantez içerisinde gösterilmiştir.



omurgalı fosili, bundan yaklaşık 500 milyon yıl önce başlamış olan Ordovisiyen katmanlarında bulunmuştur.

Bu ilk omurgalı fosilleri, kemikli bir madde içeren kalın plakalarla örtülü, alışılmışın dışında bir şekle sahip balık benzeri hayvanlardır. Diğer tüm omurgalı hayvanlarda önemli bir özellik olarak bulunan çeneler, bunlarda oluşmamıştır. Buna ek olarak hiçbirinde gerçek çift yüzgeçler bulunmaz. Bu eski ve soyu ortadan kalkmış balıklar Agnatha (anlamı çenesizler demektir) sınıfını oluştururlar. Büyük bir olasılıkla bunların büyük bir çoğunluğu, besinlerini süzerek alırlar. Tunikata ve amfiyoksusta olduğu gibi, onlar da, besinlerini su ve çamurdan solungaç sistemleriyle süzerek almışlardır.

Agnatha sınıfı, Siluriyen döneminde önemli bir grup olarak, bu dönemde çok yaygın bir şekilde mevcut olan süngerler, sölenterler, brakiyopotlar (bugün olduklarından daha fazla sayıda bulunmaktaydılar), yumuşakçalar (özellikle karındanbacaklılar ve kafadanbacaklılar), trilobitler, öyripteritler ve derisidikenlilerle birlikte denizlerde bulunmaktaydı. Siluriyen sonlarına doğru bu sınıfın soyu tükenmeye başlamış ve Devoniyen'in sonlarına doğru olan katmanlarda bu sınıfın fosil kayıtlarına rastlanmamıştır (Şekil 25.13).



25.14. Bir dokuzgözlünün baş ve yutak bölgesi
Bu hayvan, çenelerin yerine büyük bir emici ağıza ve 7 adet belirgin dış solungaç açıklığına sahiptir.

Bugün yaşayan ve iki farklı cins şeklinde gruplandırılan dokuzgözlüler (Şekil 25.14) kıkırdak iskelete sahip ortak bir atadan köken aldıklarından, genellikle Agnatha sınıfı içerisine dahil edilirler[2]; bunlar zırh ya da pul içermeyen yumuşak bir vücutlarının bulunma-

[2] Bugünkü dokuzgözlüler Agnatha sınıfının Paleozoyik'te yaşamış ve Ostrakoderm olarak adlandırılan üyelerinden o kadar farklıdırlar ki, bazı biyologlar onları farklı bir sınıfa dahil ederler.

sı ve birçok sıra şeklinde boynuzumsu diş ve törpü şeklinde dil içeren çenesiz ağızlarının yuvarlak bir emici yapıya dönüşmesiyle, Paleozoyikte yaşamış zırhlı akrabalarından farklılıklar gösterirler.[3] Bu parazitler emici ağızlarıyla diğer balıklara kendilerini yapıştırırlar ve avlarının bütün iç organlarını oyarak onların kanlarını ve vücut sıvılarını emerler. Dokuzgözlülerin larva döneminde besinlerini süzerek almaları amfiyoksus'a benzer.

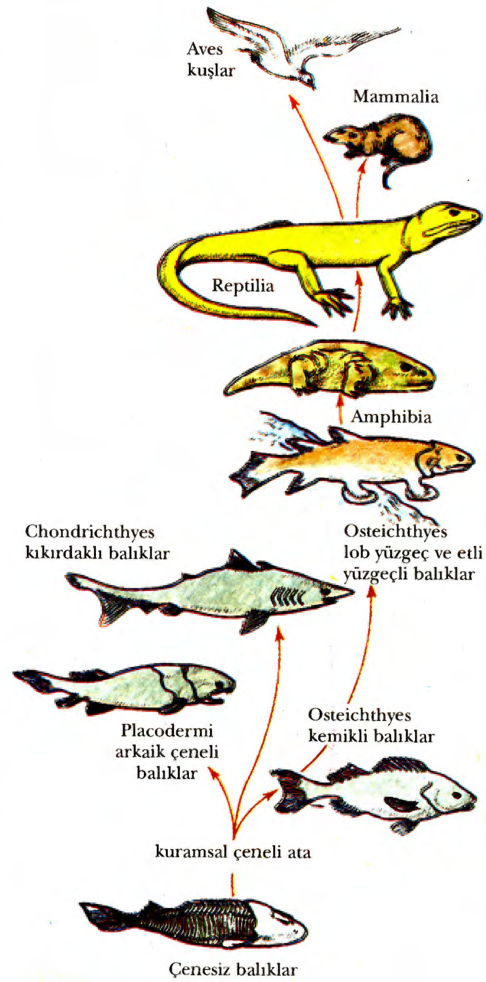
Agnatha'nın eski formlarının yok oluşu ile diğer üç balık sınıfının ortaya çıkışı aynı zamana rastlar: Placodermi (zırhlı bir balık), Chondrichthyes (kıkırdaklıbalıklar) ve Osteichthyes (kemikli balıklar). Bu balıkların hepsi de eklemli çeneleri olan ortak bir atadan evrim geçirerek oluşmuşlardır (Şekil 25.15). Bu eklemli çenelerin varlığının ortaya çıkarılması, omurgalılar hakkındaki en önemli bulgulardan biri olarak kabul edilmektedir. Böylece beslenme yönteminde ve balıkların tüm yaşam biçiminde bir değişikliğin ortaya çıkması mümkün olmuştur. Bunun sonucunda balıklar daha aktif bir yaşam biçimine sahip olmuşlar ve çift yüzgeçleri sayesinde de yayılış alanlarını genişletmişlerdir. Çoğu, yırtıcı olan ve avlanarak beslenen balıklara dönüşmüşlerdir. Hatta bunların çamurlarla beslenmeye devam eden formları da, ekolojik bakımdan kendilerine benzeyen çenesizlere üstünlük sağlamışlar ve daha sonra onların yerlerini almışlardır.

Anatomik ve embriyolojik çalışmaların sonucunda, biyologlar Plakodermi'deki eklemli çenelerin, solungaçları destekleyen iskelet elemanlarından meydana geldiğine inanmışlardır (Şekil 25.16). Eklemli çenelerin, iki önemli hayvan grubu olan eklembacaklılarda ve omurgalılarda, birbirlerinden bağımsız olarak gelişmesi dikkat çekecek bir husustur. Bunlardan birincisi eski böceklerin bacaklarından, diğeri ise yutak bölgesinde yer alan iskelet elemanlarından oluşmuş ve görev bakımından birbirlerinin analoğu olan organlardır.

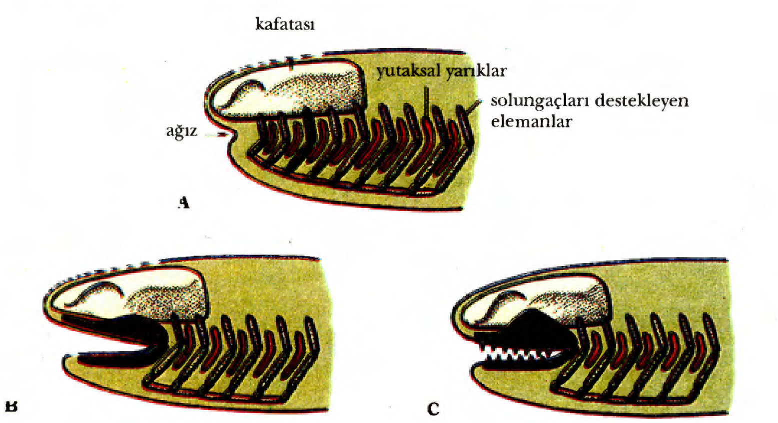
SINIF PLACODERMİ

Placodermi, Devoniyen'de yaşamış bulunan ve bu dönemin sonunda ortadan kalkmış olan zırhlı balıkların önemli bir grubudur. Bunların

[3] Boynuzumsu materyal, protein ile desteklenirken, kemik materyali genellikle kalsiyum fosfat ($CaPO_4$) şeklindeki minerallerle desteklenir.



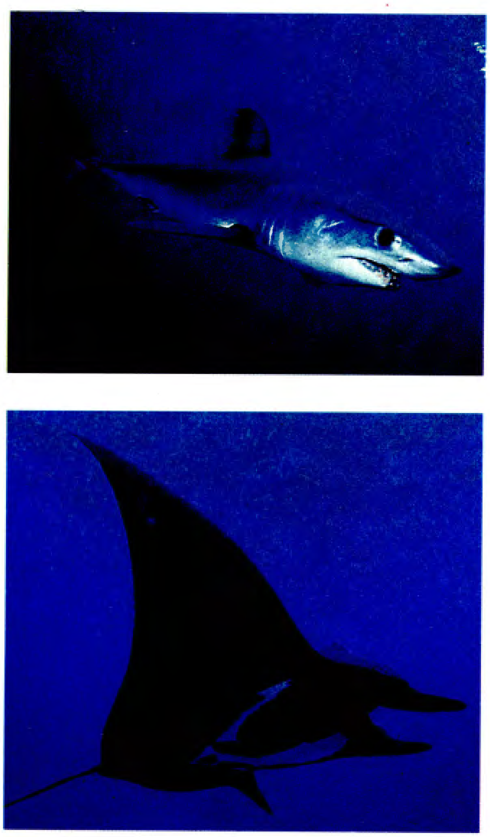
25.15. Omurgalı sınıflarının evrimi



25.16 Eklemli çeneli omurgalıların evrimi
(A) İlk omurgalıların çenesi yoktu. Bunların atalarında solungaçları destekleyen bazı elemanlar (koyu renkli) çene haline gelmiştir. (B) Solungaçları destekleyen bir çift eleman zayıf çeneler şekline dönüşmüştür. (Şekil A'da en önde görülen iki destek elemanı kaybolmuştur). (C) Çeneler gelişmiş ve kuvvetlenmiştir.



25.17 Bugün ortadan kalkmış olan Plakoderm'in restore edilmiş örneği.
Zırhlı baş kısmına ve eklemli çenelere dikkat ediniz.



25.18 Bir mako köpekbalığı (üstte) ve bir manta (altta)
Vatozlar su tabanındaki yaşama uyum göstermiş olan, yassılaşmış bir vücuda sahiptirler. Bunlar vücutlarının yan kısımlarındaki ince yapıları birer kanat gibi kullanarak, su içerisinde adeta uçar gibi bir hareket tarzı gösterirler. Manta ise daha hareketli olan yaşam şekli nedeniyle, daha farklı özellikler de kazanmıştır: ağızın her iki yanında bulunan etli uzantılar, hayvan su içerisinde hareket ederken, onun kullandığı mikroskobik besinlerin ağıza yönlendirilmesini sağlarlar.

çok az bir kısmı Permiyen'e kadar devam etmiş ve onlar da ortadan kalkmışlardır (Şekil 25.17).

Bazı araştırmalar, bu ikinci grubun, Ancanthodia adı verilen başka bir sınıf şeklinde ayrılmasının gerekli olduğunu düşündürmektedir.

SINIF CHONDRICHTHYES = KIKIRDAKLI BALIKLAR

Chondrichthyes sınıfının bugün yaşayan üyeleri kıkırdak bir iskelete sahip olan, köpekbalıkları, tırpanalar, vatozlar ve bunların akrabalarıdır (Şekil 25.18). Kıkırdak iskelete sahip olmak her ne kadar ilkel bir özellik olarak kabul edilse de, bu durum Chondrichthyes için geçerli değildir. İlk köpekbalıkları kemik bir iskelete sahipti ve bunların değişmesi evrimsel bir özelleşme olarak kabul edilmektedir.

Chondrichthyes sınıfı üyelerinin yüzme kesesi ve akciğerleri yoktur. Elasmobranchii altsınıfında olağan dışı bir osmoregülasyon (osmotik basıncın düzenlenmesi) görülür ve vücut sıvısı içerisinde, yüksek oranda üre dışarı atılmadan kalır (bakınız sayfa 890). İç döllenme görülür ve yumurtalar kösele benzeri kabuklara sahiptirler. Pek çok türü predatör olarak az bir kısmı ise planktonlarla beslenir.

SINIF OSTEICHTHYES = KEMİKLİ BALIKLAR

Çeneli balıklar sınıfı olan Osteichthyes bugün yaşayan en gelişmiş balık türlerini içerir. Balık çağı olarak adlandırılan Devoniyen'den beri (Tablo 19.1 ve sayfa 546'ya bakınız) bireyleri tatlısu ve okyanuslarda yaygın omurgalılar olarak yaşayan geniş bir sınıftır. 18.000'den fazla türünün bulunduğu saptanmıştır. Özellikle tropik bölgelerde ve derin okyanus diplerinde henüz keşfedilmeyi bekleyen birçok türü de vardır. Bazı biyologlara göre bugün yaşayan toplam tür sayısı 30.000 kadardır. Bunlar 1 cm. boyundaki organizmalardan, 6 m'lik dev bir yapıya ulaşan oldukça değişik büyüklüklere sahiptirler. Vücutları çok değişik şekillerde olabilir ve birçoğu bu nedenle gözümüze garip ve esrarengiz görünür. Bazılarının tembel ve hareketsiz olmalarına karşın, diğer bir kısmı saatte 80 km.'lik hıza ulaşabilirler. Bazı türleri hemen hemen her türlü besini yerler.

Bu sınıfın ilk üyeleri büyük bir olasılıkla tatlısularda yaşamaktaydılar. Solungaçlarına ek olarak, oksijenin alınması ve karbondioksidin verilmesinin zorlaştığı durgun ve asidik sularda, büyük bir olasılıkla gaz değişimine yardımcı olmak amacıyla akciğerlere de sahipti-



25.19 Bugün yaşayan ve lob yüzgeçli bir Coelacanth olan *Latimeria*.

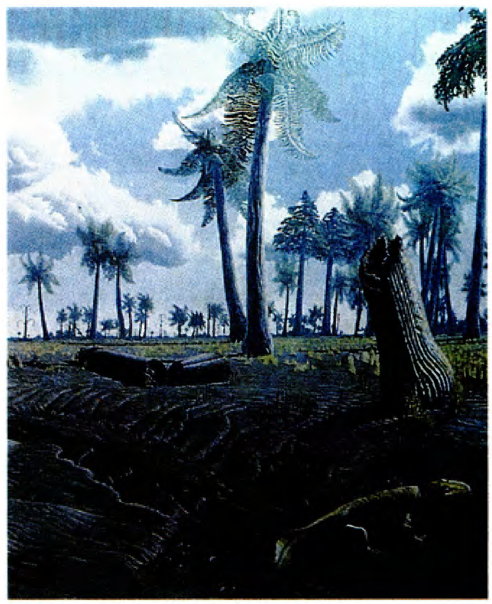
ler. Bölüm 28'de göreceğimiz gibi karın tarafında bulunan akciğerler, bugünkü balıkların çoğunda sırt kısmında yer alan ve su üzerinde asılı bir şekilde kalmayı kontrol eden yüzme kesesi şekline dönüşmüşlerdir. Bu balıklar gaz değişimini tamamiyle solungaçlarıyla sağlamaktadırlar. Fakat bugün yaşayan bazı türlerde akciğerler hâlâ bu amaçla kullanılmaktadır.

Osteichthyes sınıfı ortaya çıktıktan kısa bir süre sonra iki farklı gruba ayrılmıştır. Bunlardan biri, büyük bir evrimsel değişim geçirmiş olan ve bu günkü kemikli balıkların büyük bir çoğunluğunun meydana geldiği gruptur. Diğeri ise Paleozoyik döneminde ortaya çıkmış ve şu anda çok az yaygın olan yalnız 6 türle temsil edilmektedir. Bunların beşi akciğerli balıktır (biri Avustralya'da, üçü Afrika'da ve biri Güney Amerika'da). Diğer tür de lob yüzgeçli bir balık olup, yalnızca Afrika'nın güneydoğu kıyılarındaki derin sularda bulunur. O dönemde görülen etli yüzgeçli balıklar bu gün tümüyle ortadan kalkmışlardır. Şu anda mevcut olan faunada çok az rastlanmasına karşın Osteichthyes'in bu grubu karasal omurgalıların atası olarak kabul ediliğinden, evrimsel açıdan çok önemlidirler.

Kemikli balıkların eski bir grubu olan lob yüzgeçli balıklara daha yakından bakalım. Bu grup, uzun zaman boyunca yalnızca fosillerinden bilinmekteydi ve 1939'a kadar soylarının 75 milyon yıl önce ortadan kalkmış olduğu düşünülmekteydi. 1939'da Güney Afrika'nın doğu sahillerinde bunlardan bir örnek yakalandı. O zamandan sonra da yaşayan fosil olarak adlandırılan bu Coelacanth (cins adı *Latimeria*) grubundan yeni örnekler yakalanmış ve üzerlerinde incelemeler yapılmıştır (Şekil 25.19). Kara omurgalılarının atası olarak düşünülen Coelacanth türlerinin lob yüzgeçli olmadığı düşünülmesine karşın, (gerçekte araştırıcıların büyük bir çoğunluğu etli yüzgeçli bir atanın varlığını tercih ederler), birçok bakımdan eski formlara benzerlik gösterirler.

Akciğerlere ek olarak hem lob hem de etli yüzgeçler, karasal yaşama bir ön uyum sağlamak için önemli özellikler olarak kabul edilirler. Özellikle de onların çift yüzgeçleri olan göğüs ve karın yüzgeçlerinin etli kaide kısımları çok önemlidir. Başlangıçta tatlısularda yaşayan lob yüzgeçliler, kurak zamanlarda bu sular kuruyunca büyük bir olasılıkla bacağa benzeyen bu yüzgeçlerini kullanarak çamur ve kumlardan geçerek yeni bir göle ya da ırmağa ulaşmışlardır.





25.20 Omurgalıların karaya çıkışı

Üstte: Devoniyen'de yaşamış olan lob yüzgeçli bir balık modeli (*Eusthenopteron*) ; büyük bir olasılıkla çamurlar ve kumlardan geçerek kendini karasal ortama çıkarmıştır. Altta: Bir ilkin ikiyaşamlının boyama resmi (*Ichthyostega*). Bunların bacakları karada hareket için lob yüzgeçli *Eusthenopteron*'dan daha iyi gelişmiştir. Fakat büyük bir olasılıkla zamanının büyük bir bölümünü su içerisinde geçirmiştir.



25.21 Bugün yaşayan iki amfibi örneği
Solda: Malaya'da yaşayan altın çizgili kurbağa (*Rana erythraea*). Sağda: Bantlı semender (*Salamandra salamandra*).

Devoniyen'e kadar yerkürede bitkiler yaygın bir şekilde bulunmaktaydı. O dönemlerde yerküre neredeyse hayvanlardan yoksundu (Siluriyen'den kalma olduğu düşünülen kara akrebine benzeyen bir hayvanın fosili bilinmektedir, ayrıca ilk böcekler ve binayaklılar da ilk kez Devoniyen'de ortaya çıkmışlardır; ancak Karbonifer'e kadar yaygın hale geçememişlerdir). Bundan sonra karaya uyum gösteren tüm hayvanlar hiçbir rekabet ile karşı karşıya kalmadan yeni habitatlara yayılmışlardır. Üyelerini karada hareket etmek için daha yetkin bir şekilde kullanmaya başlamışlar ve sonuçta milyonlarca yıl süren seçilim baskısı ile bu ilk omurgalıların karada yürümek (daha çok sürünmek) için kullandıkları yüzgeçleri, zamanla evrim geçirip bacak şeklini almışlardır. Böylece Devoniyen'in sonunda karasal yaşam için gerekli diğer uyumlarla birlikte, bir grup etli ya da lob yüzgeçli balık, ilkin iki yaşamlılara (amfibilere) dönüşmüştür.

SINIF AMPHIBIA = İKİ YAŞAMLILAR VE REPTILIA = SÜRÜNGENLER

Birçok fosil, beklenildiği gibi, ilk ikiyaşamlıların balığa çok benzediğini göstermiştir (Şekil 25.20 alt). Belki de zamanlarının çoğunu suda geçirmekteydiler. Ancak karada kendilerine açılan ekolojik olanaklar nedeniyle, yavaş yavaş daha büyük ve yaygın bir karasal gruba dönüştüler. Karbonifer döneminde sayılarının çok fazla artması nedeniyle, bu dönemden önce gelen Devoniyen'in Balık Çağı olarak adlandırılması gibi, Karbonifer de ikiyaşamlılar Çağı olarak adlandırılmıştır. İkiyaşamlılar Permiyen'de de yaygın bir şekilde yaşamlarını sürdürmüşlerdir. Ancak Permiyen'de bunlar yavaş yavaş yok olurken, yerlerini yeni bir sınıf olan Reptilia'nın üyeleri almaya başlamıştır.

Paleozoyik Çağı'nın sonu olarak kabul edilen Permiyen'in sonlarına doğru hem biyolojik hem de jeolojik olarak önemli değişiklikler meydana gelmiştir. Eski Appalachian dağları oluşmuş; son trilobitler ve zırhlıbalıklar (Placodermi) ortadan kalkmış; bir zamanlar çok yaygın olan brakiyopotlar kaybolmuş ve bu grupların yerini mercanlar, yumuşakçalar, derisidikenliler, kabuklular ve balıkların yeni ortaya çıkmış grupları almaya başlamışlardır. Permo-Triassic kriz denilen bu dönüm noktası, aynı zamanda pek çok ikiyaşamlı soyununun tükenmesine de tanık olmuştur. Triyas'ın sonlarına doğru bu gruptan

varlığını sürdürebilen canlılar, yalnız, bugün yaşayan ikiyaşamlıların atasını oluşturan semenderler (takım Caudata) ile solucan benzeri üyesiz ikiyaşamlılar (takım Gymnophiona) ve su kurbağaları ile kara kurbağaları (takım Anura) olmuştur (Şekil 25.21).

İlk sürüngenler, Karbonifer'in sonlarında ilkel ikiyaşamlılardan evrim geçirerek meydana gelmişlerdir. Bu sınıf, Permiyen devrinde birçok karasal ortamda geniş bir yayılış göstermiş ve genellikle Sürüngenler Çağı olarak adlandırılan Mezozoyik'te dominant hayvan grubu olarak, ikiyaşamlı atalarının yerlerini almışlardır.

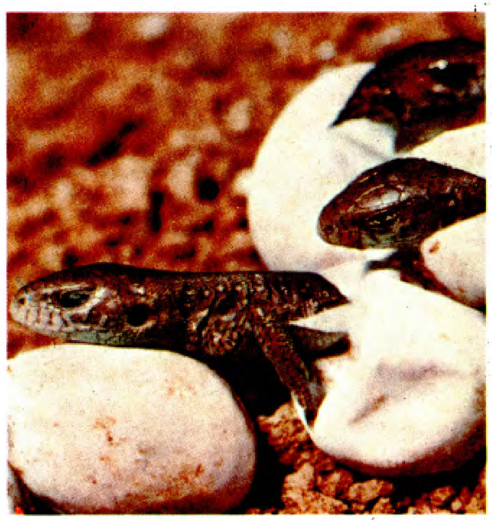
Sürüngenlerin, bir zamanlar yaygın olan ikiyaşamlıların yerini niçin aldıkları merak edilebilir. Kuşkusuz bunun için birçok neden vardı; fakat en önemlilerinden birisi, ikiyaşamlılara benzemeyen sürüngenlerin her bakımdan tam anlamıyla karasal yaşama uyumu sağlamış olmalarıydı. Özünde, ikiyaşamlılar, balıklarınkine benzer yumurta üretmeyi ve iç döllenme yapmayı sürdürdüler (Şekil 25.22). Sert koruyucu zarları (**amnion**) ya da kabukları bulunmayan yumurtalar, kurumalarının önlenmesi amacıyla suya ya da çok nemli yerlere bırakılmaktaydı. Larva gelişimi suda olmaktaydı. Üreme özellikleri nedeniyle büyük ölçüde eski tatlısu ortamlarına bağımlı bulunan ikiyaşamlılar, sürüngenlerin üstünlük kazandığı ve genellikle daha kurak ve sıcak olan Mezozoyik'te, üremeleri için uygun olan tatlısu habitatlarını büyük ölçüde kaybetmişlerdir. Büyük bir olasılıkla ince ve nemli bir deriye sahip olan ergin ikiyaşamlılar da kuraklık nedeniyle kuruma tehlikesiyle karşı karşıya kalmışlardır.[4] Diğer taraftan sürüngenler, iç döllenme gösteren, amniyotik kabuklu yumurtalar oluşturan (Şekil 25.23), larva dönemleri bulunmayan ve sert pullu ve nisbeten geçirgen olmayan deriye sahip olan hayvanlardır. Kuru bir yerde iken bile içerisinde embriyonun gelişebileceği bir sıvı içeren bu amniyotik yumurtaların (genellikle "karasal yumurta" olarak adlandırılır) evrimleşmesi, yumurtalar kuru bir yere bırakılsa dahi, içerisinde embriyonun gelişebiliceği sıvı dolu bir ortamın yaratılmasını sağlamıştır. Bu, ikiyaşamlıların evrimlerinde, bacakların oluşması kadar önemlidir.

Sürüngenler, karasal yaşam tarzı için ikiyaşamlılara göre kendilerini avantajlı kılan daha pek çok özelliğe sahiptirler. Eskiden yaşamış ikiyaşamlıların bacakları kısa, zayıf ve vücudun üst yan kısımlarından çıkmaktaydı. Bu nedenle fazla ağırlık taşıyamadıklarından hayvanların karınları genellikle yerde sürünmekteydi, yürüyüşleri bugünkü semenderlerde olduğu gibi çok yavaş olmasına karşın, yüzmeleri çok daha hızlıydı. Sürüngenlerin bacakları ise büyük ve güçlü olduklarından daha fazla yükü kaldırabilmekte ve daha hızlı hareket edebilmekteydiler. Çoğu türde (hepsinde değil), bacaklar, vücudun daha alt yan kısımlarından çıkmaktaydı; böylece hayvanın vücudu yer ile hemen hemen hiç temas etmemekteydi. Bu, karasal yaşam için geçerli olan temel unsurlardan birisidir. Aynı zamanda, ikiyaşamlılarda, sucul ya da yarı sucul ortamdaki yaşam tarzı için uygun olan akciğerler, sürüngenlerde, daha geniş bir yapı ve daha büyük kaburga kasları nedeniyle, karasal yaşam için gerekli olan gaz değişimine uyum sağlayacak bir yapı kazanmıştır. Bölüm 30'da göreceğimiz üze-

[1] Bugün yaşayan ikiyaşamlılardaki ince ve nemli deri solunum organı gibi görev yapar (solungaçlara ve/ya da akciğerlere ek olarak); fakat bu durum eskiden yaşamış tüm ikiyaşamlılar için geçerli değildir.



25.22 Kaliforniya'daki Napa deresinde yaşayan bir kara kurbağasının (*Bufo boreus*) yumurtası



25.23 Yumurtadan çıkan kertenkele yavruları Sürüngen yumurtalarının kabukları, fotoğrafta, eğilip bükülmelerinden anlaşıldığı gibi, kuş yumurtalarında olduğu şekilde gevrek olmayıp genellikle köselemsi bir yapıdadır.



A



B



C

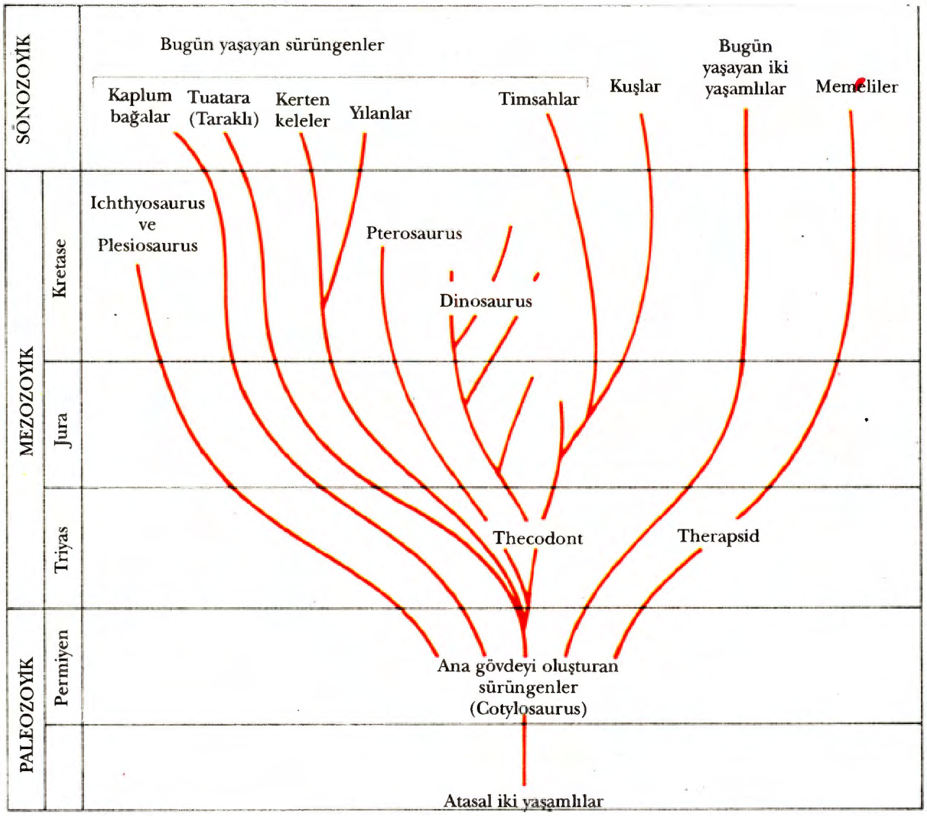
25.24 Sürüngenlerin bugün yaşayan ana grupları (A) Bir tuatara = taraklıkertenkele (*Sphenodon*). (B) Bir kertenkele (*Chlamydosaurus*). (C) Bir yılan (*Vipera*). (D) Bir kaplumbağa (*Pseudemys*). (E) Bir timsah (*Crocodylus*).

D



E





25.25 Sürüngen gruplarının evrimi
Timsahlara giden evrimsel hattın çıkış noktası tartışmalıdır.

re ikiyaşamlıların kalpleri karasal yaşam için gerekli yapıya sahip değildir ve suda deri solunumu yapmaya uygundur; buna karşılık sürüngenlerin kalpleri ise tam anlamıyla karasal yaşama uygundur.

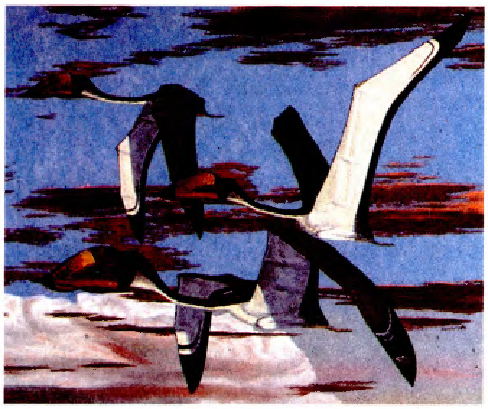
Sürüngenler sınıfı bugün yaşayan fauna içerisinde 4 grup ile temsil edilmektedir: kaplumbağalar (takım Testudinata), timsahlar ve Amerikan timsahları (takım Crocodylia), kertenkeleler ve yılanlar (takım Lepidosauria) ve Yeni Zelanda'nın açıklarındaki birkaç adada bulunan ve eskiden yaşamış olan takımın tek temsilcisi olan tuatara = taraklı kertenkeleler (*Sphenodon punctatum*). Diğer üç takımın temsilcileri oldukça yaygın olup yaklaşık 6.500 yaşayan türe sahiptirler.

Timsahlar dışında, şu anda yaşayan sürüngenlerin tümü doğrudan doğruya sürüngenlerin ana gövdesini ya da kökünü oluşturan önemli bir Permiyen grubundan gelmektedir (Cotylosaurus) (Şekil 25.25). Bu grup aynı zamanda Therapsid denilen ve sonuçta memelilerin oluşumuna neden olan bir evrimsel hat yanında (Şekil 25.26) sucul ortama geri dönen iki grup (Ichthyosaurus ve Plesiosaurus (Şekil 25.27 üst) ile timsahların ve uçan sürüngenler olarak adlandırılan



25.26 Permiyen'in sonlarında Güney Afrika'da yaşamış bir sürüngen olan Therapsid'in restore edilmiş şekli.
Fosil kanıtlar, memelilerin kıl içeren Therapsid'lerden oluştuğunu göstermiştir.





25.27 Sauria'nın iki aşırı uyumu
Plesiosaurus (üstte) eski sürüngenlerden meydana gelmiş olup, su yaşamına uyum sağlamıştır. Pterosaurus (altta) uçan bir dev sürüngendir. Bu her iki grup da sürüngenlerin Permiyen'deki "ana gövdesi" ya da kökü olarak bilinen Cotylosaurus'tan oluşmuşlardır. Pterosaurus (*Quetzalcoatlus northropi*)'un rengi tahmini bir renktir.

Pterosauria'nın oluşumuna olanak sağlayan diğer bir evrimsel hat (Thecodont) (Şekil 25.27 alt) ve tümüyle karasal yaşama uyum sağlamış ve Dinosauria olarak adlandırılan sürüngenlerle, kuşlara uzanan evrimsel oluşumların meydana gelmesini sağlamıştır. Dinozorlar, Jura ve Kretase dönemlerinde çeşitlilik göstermişlerdir ve oldukça yaygın olmuşlardır (Şekil 25.28 ve 25.29).

Yakın zamanda yapılan araştırmalar, bilim adamlarının dinozorlar hakkındaki uzun zamandan beri benimsenen görüşlerinin köklü bir şekilde değişmesine neden olmuştur. Araştırıcılar bunların bugün yaşayan sürüngenlerin aksine sıcakkanlı olduklarını düşünmektedirler. Bu da, bu hayvanların yüksek ve sabit bir metabolizma düzeyine sahip olmaları ve bunun sonucunda da düzensiz olan çevre sıcaklığına karşın, aktif olmaları demektir. Enerji açısından oldukça pahalı olan bu mekanizma, genelde, fiziksel yapının da değişmesine neden olmuştur. En azından, bazı dinozorların kemiklerinin incelmesiyle bunların sıcakkanlı hayvanlardaki süngerimsi yapıya benzer bir özellik gösterdikleri ve bir kısmının da sıcaklık kaybını önleyen vücut örtüsüne sahip oldukları ortaya çıkmıştır. Örneğin, kuşların oluşumuna olanak sağlayan dinozorlar, büyük bir olasılıkla, ilk gerçek kuşlar ortaya çıkmadan önce yalıtım için tüylere sahiptiler. Bunlara karşın bazı araştırıcılar dinozorların sıcakkanlı olma fikrini geçersiz saymaktadırlar.

Kretase'nin sonlarına doğru (ki bu aynı zamanda Mezozoyik çağının sonudur) tüm Plesiosaurus ve Pterosaurus grupları ortadan kaybolmuşlardır. Dinozorların da, bugünkü kuşların atası olduğu düşünülen bir grubu dışında, tümü kaybolmuştur. Kuşlar ve memeliler dışında, bir zamanlar çok geniş bir yayılış gösteren bu sınıftan, geriye, sadece, bugün yaşayan sürüngenlerin 4 grubunun temsilcileri kalmışlardır.

Milyonlarca yıllık yavaş bir çöküşün sonunda, dinozorların soyunun tükenmesi dünya hayatı için dramatik bir olaydı; bu olay memeliler için çok önemli bir dönüm noktası olmuş ve bu büyük sürüngenlerin kaybolmasıyla ortaya çıkan ekolojik boşluğu doldurmak için geniş bir yayılış göstermişlerdir (aslında eğer dinozorların varlığı sürseydi soyumuzun hiçbir türü oluşamazdı). Bu soy tükenişi, yalnız sürüngenlerle sınırlı değildir; çok fazla miktarda ve yaygın bir şekilde bulunan kabuklu kafadanbacaklılar (ammonitler) gibi omurgasızlar da yok olmuşlardır. Bunların yanında diğer birçok hayvan grubu da kaybolmamış, aksine hiçbir değişiklik göstermeden kalmışlardır. Kretase devrinin sonunda tüm dünyada yaşayan türlerin yaklaşık %70'i ortadan kalkmıştır.

Büyük kitlesel yok oluşlar ile ilgili olarak, son yıllarda, Berkley'deki Kaliforniya Üniversitesinde Walter Alvarez ve arkadaşları tarafından yapılan çalışmalar ilgi uyandırmıştır. Bazı elementlerin, özellikle iridiumun, Kretase/Sönozoyik dönemlerini birbirinden ayıran sınırda, ince tortu tabakalarında normaldekinin 30 kat daha fazla bulunduğunu saptamışlardır ve bu durumun olağanüstü bir karasal koşulun varlığı ile ortaya çıkmış olabileceğini, akla gelen tek açıklama olarak kabul etmişlerdir. Onların hesaplamalarına göre 10 km. boyundaki bir gezegen ya da bir kuyruklu yıldız dünyaya düşmüş ve patlamış olsaydı, adıgeçen tortulardaki miktar kadar iridium atmosfere yayılacaktı.





25.28 Karasal dinozorlar
Tümüyle karasal olan dinozorların vücutlarında görülen büyük farklılıklar bu iki yapay modelde görülmektedir. Soldaki resim, ince yapılı olan iki türün arasında ve tek halde yaşayan *Oviraptor mongoliensis* ile üç birey halinde bulunan *Troodon mongoliensis*'in bir karşılaştırmasıdır. Sağdaki resim dinozorlara benzerlik gösteren ve *Monoclonius apertus* olarak adlandırılan boynuzlu ve kaba yapılı Rhinoceros sürüsünün bir dereyi geçişlerini göstermektedir.

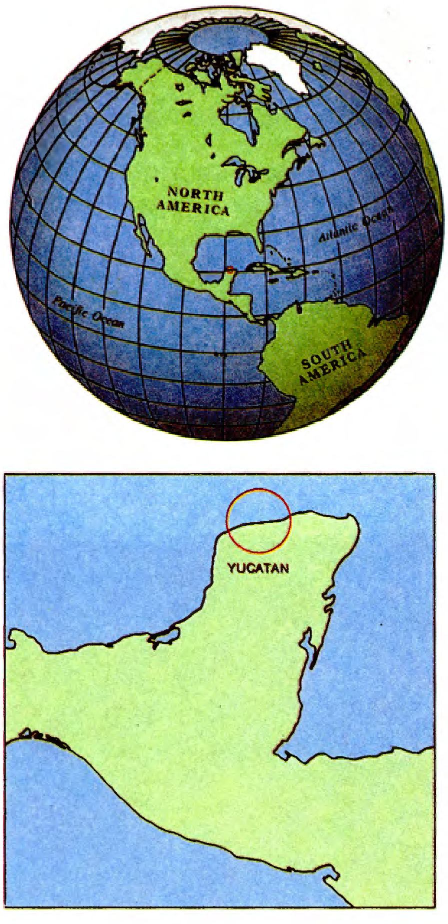


25.29 Bir dinozor topluluğu
Batı Amerika'daki Jura dönemine ait (günümüzden yaklaşık 145 milyon yıl önce) Marrison formasyonunun kayalıkları arasında bulunan fosillere dayanılarak tanımlanmış bulunan değişik şekillerdeki dinozor örnekleri. Bunlara ek olarak sol tarafta ağaçlar arasında, otçul bir tür olan *Camptosaurus*, orta kısımda yere düşmüş bir *Apatosaurus*'un vücudu üzerine tüneklemiş bulunan etçil bir *Allosaurus* ve resmin sağ tarafında uzun boylu bir *Camarasaurus* sürüsü görülmektedir. Bunlardan başka sol tarafta, yerde ilkel timsahlardan küçük bir birey, ortada biraz kuşlara benzeyen *Ornitholostes* ve sağda acayip şekilli ve zırhlı bir *Stegosaurus* görülmektedir.

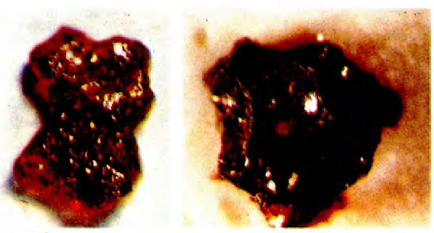
Bir ya da daha fazla gezegen ya da kuyruklu yıldız da bu kitlesel yokoluşlara neden olmuş olabilir; hatta bir okyanusa bile düşmüş olsaydı 8 km. yüksekliğindeki dev bir dalga dünyayı süpürüp ve kıyı yaşamını yok etmiş olacaktı; böyle bir olayın meydana gelebildiği hakkında bazı ipuçları bulunmaktadır. Bir çarpışma sonucu oluşan toz bulutları dünyayı kaplamış, böylece pek çok bitki ve hayvan için gerekli olan düzeyde bir fotosentezin yapılması önlenmiş, bunun yanında bir sera etkisi ile sıcaklık 10°C düşmüş olabilir. Dünyaya yağan yağmurların pH'sının aylar ya da yıllarca 1 olması, asit ortamda çözünebilen kalsiyum ağırlıklı bir kabuk içeren türlerin daha sonra silis ağırlıklı bir kabuğa sahip olma nedenini de açıklamaya yardımcı olmuştur.

Hatta yokolmaya neden olan, çok büyük bir yangının meydana geldiği konusunda da bazı ipuçları vardır; çok fazla miktardaki duman çok uzun süre gökyüzünü örtmüş, böylece toz ya da duman nedeniyle büyük bir olasılıkla güneş ışınlarının yeryüzüne ulaşması engellenmiş, sıcaklık büyük ölçüde etkilenmiş ve dünya uzun ve şiddetli bir kış dönemine girmiştir. Bugün Meksiko'nun Yucatan yarımadasının kıyı kesiminde bulunduğu keşfedilen 180 km. çapındaki krater (bugün faal değil) en etkili alanlardan birisiydi (Şekil 25.30). Böyle bir alanın etkisiyle hem dev dalgalar hem de çok fazla miktarda toz bulutu meydana gelmiştir.

Fosil kayıtları tüm canlıların soyunun tükenmesinde her zaman olağanüstü bir karasal etkinin gerekmediğini göstermiştir: geniş alanlara yayılmış volkanik faaliyetler de iklimi olumsuz yönde değiştirebilecek kadar yeterli miktarda toz ve duman oluşturabilir ve fotosentez düzeyini düşürebilir. Gezegenlerin ya da kuyruklu yıldızların çarpışması ya da şiddetli volkanik faaliyetler, evrimin yönünde ve hızında çok önemli değişmeler yaratabilir. Kitle halindeki yokolma ve bunun evrime etkisi ile ilgili hususlar yeterince açıklanmamış olsa da, birçok bilim adamı, bu varsayımları oldukça ciddi bulmaktadırlar.



A



B

25.30 (A) Meksiko'daki Chicxulub kretarenin yeri (B) ve (C) Kretase sonunda kozmik ışınların etkisiyle oluşmuş cam parçacıkları.

SINIF AVES = KUŞLAR

Triyas döneminin sonlarında ya da Jura döneminin başlarında sürüngenlerin Thecodont soyundan gelen en az iki soyu uçma yeteneği kazanmışlardır. Bu soylardan birisi olan Pterosaurus, vücut ile oldukça uzun olan kol ve 4. parmak arasında gerilmiş geniş bir deriden oluşan kanatlara sahip hayvanları kapsar; bazı türlerin kanat genişliği 8 m'ye kadar ulaşabilir. Bir süre yaygın olarak bulunan Pterosaurus türlerinin soyları daha sonra tükenmiştir. Diğer çeşit sürüngenlerin ise kanatları tamamen farklı şekilde gelişmiştir. Pullardan köken alan uzun tüyler, şekil değiştiren ön kollara bağlanmıştır. Bu canlılar, sonunda, sürüngenlerden farklı bir grup (Aves = kuşlar) olarak sınıflandırılacak kadar değişmişlerdir. Fakat araştırıcıların tümü, kuşları ayrı bir sınıf olarak kabul etmezler. Bazıları onları yaşayan dinozorlar olarak sürüngenler sınıfına dahil ederken; bazıları da kuşları ve dinozorları kapsayan yeni bir sınıf oluşturmuşlardır.

Jura döneminin ortalarından kalan en eski kuş fosili (*Archaeopteryx*), dişleri ve eklemli uzun kuyrukları ile hâlâ sürüngenlerin birçok özelliğini göstermektedir. Diş yerine gagaya ve ufak bir atasal kuyruk kemiğine sahip günümüz kuşları bu özelliklere sahip değildirler (bugün yaşayan kuşların kuyrukları sadece tüylerden oluşmaktadır).

Kanatların yanısıra, kuşlar, kendi aktif yaşamları için gerekli olan daha birçok uyum yapmışlardır. Bunların en önemlisi sıcakkanlı (endoterm) olmalarıdır. Sıcakkanlılık için gerekli metabolik etkinliği sağlamaya yardımcı olmak amacıyla, bir anatomik özellik olarak, kalp tamamiyle birbirinden ayrılmış 4 odacıklı hale gelmiştir (Şekil 30.7, sayfa 849). Isı kaybına karşı vücut tüyleri tarafından sağlanan yalıtım, vücut sıcaklığının düzenlenmesinde önemli bir rol oynar; bugün yaşayan kuşların ayaklarındakiler dışında, pulların tümü tüylere dönüşmüştür. Uçuş için gerekli olan diğer uyumlar arasında, içi boş kemikler ile akciğerlere bağlanmış geniş bir hava kesesi sistemi bulunmaktadır (Şekil 28.21, sayfa 809 ve Şekil 28.22, sayfa 810). Kuşlar, ayrıca, çok gelişmiş görme, işitme ve denge duyularına sahiptirler.

Yumurtadan yeni çıkmış genç kuşlar genellikle vücut sıcaklıklarını düzenleyemezler ve uçamazlar. Birçok türde bu kuşlar, tüysüz, kör ve yardıma muhtaçtırlar. Bu nedenle birçok kuşta özenle yapılmış yuvalar ve ebeveyn tarafından gösterilen bakım davranışları gelişmiştir (Şekil 25.31).



25.31 Yavrularını besleyen bir *ipek kuyruk kuşu*
Birçok yavru kuş, ananın beslemesini sağlamak amacıyla açık renkli uyarıcı ağız çizgilerine sahiptir.

SINIF MAMMALIA = MEMELİLER

Hem kuşlar hem de memeliler, kısmen sıcakkanlı olan sürüngenlerden meydana gelmiş, her ikiside oldukça başarılı organizma gruplarını oluşturmuşlardır. Fakat bu iki grup aynı sürüngen atadan evrimleşmemiştir. Memelilerin oluşmasını sağlayan soy, sürüngenlerin ana gövdesinden Permiyen döneminin ilk zamanlarında ayrılırken (Şekil 25.25), kuşların oluşmasını sağlayan soy, büyük bir olasılıkla, Triyas döneminde dinozorlara giden koldan ayrılmıştır.

Memelilerin bizzat kendilerinin Permiyen döneminde bulunmadıkları açıktır; ancak bu dönemde, memelilere çok benzeyen, hatta vücutları kıllarla kaplı olan Therapsid denen sürüngenler (Şekil 25.26) görülmüştür. Therapsid sürüngenlerin tümüyle ne zaman ortadan kalktığını ve memelilerin ne zaman başladığını söylemek olanaksızdır. Sürüngenlerden memelilere ani bir değişimi ve bu sınıfın ilk temsilcisinin ortaya çıkışını kanıtlayan çarpıcı bir buluntu yoktur.

Memeliler sıcak kanlıdır ve 4 odacıklı bir kalbe sahiptirler. Göğüs bölgesinin üst kısmını (akciğerlerin bulunduğu kısım) vücudun diğer bölümlerinden ayıran ve diyafram adı verilen kaslı bir yapıya sahiptirler. Diyaframın aşağıya doğru çekilmesi havanın içeri girmesine ve böylece solunumun daha etkin yapılmasına yardımcı olur. Vücut genellikle ısı yalıtımını sağlayan bir kıl örtüsüyle kaplanmıştır. Üyeler karın tarafından çıkar ve vücudun yerden yukarı kaldırılmasını sağlar. Alt çene yalnız bir kemikten oluşmuştur (birçok sürüngendeki 6 ya da daha fazla kemikli çene ile karşılaştırınız) ve dişler birçok değişik görev için farklılaşmıştır. Orta kulakta üç kemik vardır (kuşlarda ve sürüngenlerdeki bir kemik ile karşılaştırınız). Beyin, sürüngenlerdekinden çok daha büyüktür ve davranışları deneyim kazandırmakla kolaylıkla değiştirebilir. Yumurtlamazlar (Monotremata



25.32 Yumurtlayan bir memeli, gagalı Platypus
Su hayatına iyi bir şekilde uyum sağladığı halde yumurtalarını karaya bırakır.

= yumurtlayan memeliler hariç) ; embriyonik gelişim ananın uterusunda gerçekleşir ve yavru, canlı olarak doğurulur (bu üreme özelliği, seyrek de olsa diğer bazı omurgalılarda, örneğin doğuran balıklarda da görülür). Doğumdan sonra yavrular ananın meme bezlerinden salgılanan sütle beslenirler.

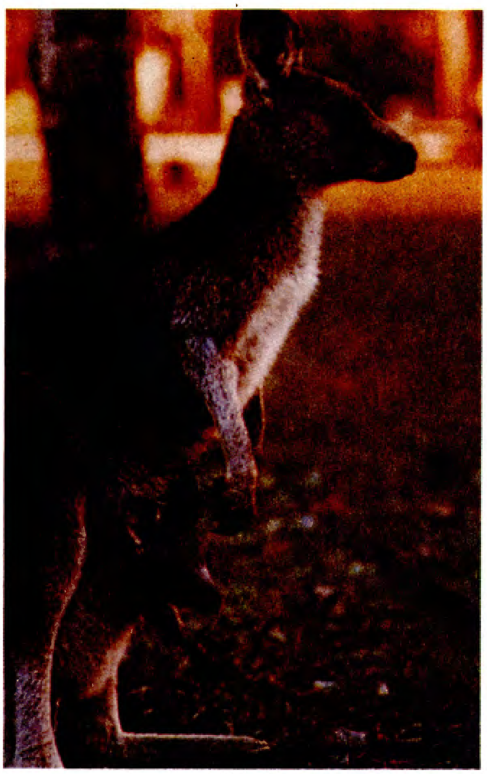
Yukarıda da belirtildiği gibi memeli sınıfının diğer üyelerinden oldukça farklı küçük bir grup (Monotremata) memeli de bulunmaktadır. Bunlar süt salgılamalarına karşın yumurtlarlar. Diğer birçok yönden sürüngen özelliklerini, memeli özelliklerini ve kendilerine özgü bazı özellikleri birlikte, garip bir şekilde taşırlar. Bu canlıların memeli soyundan çok erken bir dönemde ayrıldığı ve memelilerin atası olmadıkları açıktır. Bazı biyologlar bu memelilerin sürüngen benzeri memeliler yerine, memeli benzeri sürüngenler olarak kabul edilmesinin gerektiğine inanırlar. Bugün yaşayan Monotremata örnekleri *Echidna* (ya da dikenli karıncayiyen) ve ördek gagalı *Platypus*'tur (Şekil 25.32). Bunların her ikisi de Avustralya'da bulunur ve *Echidna* temsilcileri ayrıca Yeni Ginede'de mevcuttur.

Memelilerin evrimi, çok erken bir dönemde, plasentalılar ve keseliler olarak ikiye ayrılma ile sona ermiştir. Bu ikisi arasındaki en tipik fark, keselilerin embriyosunun oransal olarak daha kısa bir süre uterusta kalması ve gelişimini ananın karnına bağlı olan bir kese içerisinde süt bezlerine yapışarak tamamlamasıdır (Şekil 25.33), buna karşılık plasentalı embriyoları gelişimlerini uterusta tamamlarlar.

Bugün yaşayan plasentalı memeliler yaklaşık 17 takım halinde sınıflandırılmışlardır. Bunların içerdiği türlerin birçoğu hemen hemen herkes tarafından tanınmaktadır. En önemli takımlardan bazıları aşağıda verilmektedir.

INSECTIVORA Köstebekler ve Cüce fareler.
CHIROPTERA Yarasalar.
PRIMATA Lemurlar, maymunlar, insan benzeri maymunlar ve insanlar
EDENTATA Tembel hayvanlar, karınca yiyenler, armadillolar
LAGOMORPHA Tavşanlar, Amerikan tavşanları, pikalar
RODENTIA Sıçanlar, fareler, sincaplar, goferler, kunduzlar, oklu kirpiler
ODONTOCETA Dişli balinalar, gerçek yunuslar, liman yunusları
MYSTICETA Balinalar
CARNIVORA Kediler, köpekler, ayılar, rakunlar, sansarlar, kokarcalar, minkler, porsuklar, su samurları, sırtlanlar, ayı balıkları, morslar
PROBOSCIDEA Filler
PERISSODACTYLA Bir tırnaklı toynaklılar (toynaklı hayvanlar): atlar, zebralar, tapirler ve gergedanlar.
ARTIODACTYLA Çift tırnaklı toynaklılar: domuzlar, su aygırları, develer, geyikler, zürafalar, antiloplar, sığırlar, koyunlar, keçiler, bizonlar

Plasentalı memelilerin bilinen en eski fosili Jura döneminden kalmıştır. Bunlar küçük ve belki de öncelikle böceklerle beslenen canlılardı. Mezozoyik döneminin sonuna kadar, bu canlılar, faunanın oransal olarak önemsiz bir grubu olarak kalmışlardır. Günümüz takımlarından, bu eski gruba en yakın olan Insectivora'dır. Sönozoyik çağının başlangıcına rastlayan tarihlerde, dinozorların yok olması ile boş kalan birçok alan, ilkin Insectivora'nın geniş bir yayılış göstermesiyle doldurulmuştur. Günümüzü de kapsayan Sönozoyik dönemi, Memeliler Çağı olarak adlandırılmaktadır.



25.33 Kesesindeki yavrusu ile bir kanguru
Burada görülen yavru kanguru (Joey olarak adlandırılır) anasının kesesine ilk geldiği zamandan yüzlerce defa daha büyüktür; artık o süt bezlerine yapışıp emmez ve sık sık uzun sürelerle kesenin dışına çıkar.

PRİMATLARIN EVRİMİ

Bir memeli takımı olan Primata üyelerinin evrimsel gelişim tarihine, bu sürecin insanın kökenini de içermesi nedeniyle farklı bir gözle bakmaktayız.

Fosil kanıtlarından elde edilen bilgilere göre, primatlar Sönozoyik'in erken dönemlerinde ağaçlarda yaşamış olan küçük bir fare benzeri böcek yiyenden (İnsectivora)'dan köken almıştır (Şekil 25.34). Bu grup, kısa bir süre sonra, günümüze kadar uzanan bağımsız evrimsel dallara ayrılmıştır. Bu dalların günümüzdeki temsilcileri, çoğunlukla farklı görünüşler göstermelerine karşın, bunların büyük bir çoğunluğu aşağıdaki ortak özelliklere sahiptirler: (1) Boyun kısmında diğer birçok memelide kaybolmuş ya da körelmiş olan clavicula (köprücük kemiği)'nin bulunması; (2) her yöne serbestçe hareket etmeyi sağlayan omuz eklemleri ve bir miktar dönme hareketine izin veren dirsek eklemlerinin gelişmesi; (3) her bir üyede işlevsel olan eklemli beş parmağın bulunması; (4) parmakların ve özellikle de birinci parmakların (başparmak ve büyük ayak parmağı) hareket yeteneklerinin artması ve bu sayede parmakların karşılıklı kavuşturulabilmesi; (5) pençelerin yassı tırnaklar şekline dönüşmüş olması; (6) parmakların uçlarında duyarlı duyusal alıcıların gelişmesi; (7) burnun kısalması; (8) görme organlarının gelişmesi ve binoküler bir görüşün kazanılması; (9) beyinin gelişmesi; (10) genellikle yalnız iki memeye sahip olmaları; (11) genellikle bir defada tek bir yavru doğurmaları. Bu özelliklerin büyük bir çoğunluğu ağaç üzerinde yaşama tarzı ile yakından ilişkilidir.

Dört üyeli kara memelilerinde bu üyeler hem destek hem de hareket organı olarak kullanılır; hareket yeteneklerinden yoksun kalma pahasına bu üyeler hareketsizliği sağlayan yönde bir evrim geçirmeye yatkınlık göstermektedirler. Bir köpek ya da atın ön üyelerini düşünelim: köprücük (clavicle) kemikleri büyük ölçüde küçülmüş ya da kaybolmuştur; iki ön üye hayvanın vücudunun alt kısmına geçmiştir ve onların hareketleri yalnız bir düzlemle sınırlandırılmıştır. Yani öne ve arkaya doğru kolayca hareket etmelerine karşın insanın kolları gibi yanlara doğru açılamazlar.

Bunun tersi bir durum olarak, bir ağacın dallarında atlayıp, zıplayan bir hayvanın, dalları yakalayıp kavrama, sallama gibi işleri yapabilmesi, bu tip faaliyetler için omuz, dirsek ve parmak eklemlerinin hareketi, kol ve bacakların vücudun alt kısmı yerine yanlarda olmasıyla (köprücük kemikleriyle bu bağlantı kuvvetlendirilmiştir) mümkün olmaktadır.

At ve inek gibi birçok dört üyeli karasal memelilerin gözleri başın yan taraflarına yerleşmiştir, bunun sonucu olarak bu hayvanlar çok geniş bir görüş alanına sahip olmuşlardır. İki gözün görüş alanlarının ancak küçük bir kısmının üst üste çakışması nedeniyle hayvanların binoküler stereoskopik (üç boyutlu) görme yetenekleri çok azalmıştır. Üç boyutlu görüş, yakınındaki cisimlerin yerini saptamada etkili olduğundan, böceklerle beslendikleri düşünülen ilkel primatların bitkisel örtü içerisindeki besinlerini arayıp yakalamalarına yardımcı olmuştur. Yine bu hayvanların ağaçlarda bir daldan diğerine atlarken tutunacakları dalın yerini kesin bir şekilde tesbit etmeleri gereklidir. Bu nedenle ilkel primatların ağaçlar üzerinde yaşama ve böceklerle beslenme şeklindeki bir yaşam tarzı, onların üç boyutlu bir görüş özelliğine sahip olmalarına ve bu da gözlerin yanlardan ileriye bakacak şekilde ön tarafa gelmesiyle sonuçlanan bir seçilime uğramasına neden olmuştur. Bu değişim nedeniyle yüz kısmında da değişmeler olmuş ve günümüzde oldukça



25.34 Bir Malaya ağaç kırfaresi
Insectivora ve Primata arası bir özelliğe sahip olan bugünkü ağaç kırfaresinin bugün yaşayan primatların ilkel atalarına benzediği düşünülmektedir. Onların yüzeysel benzerlik gösterdikleri sincaplarla (Rodentia'nın üyeleridir) yakın bir akrabalıkları yoktur.



25.35 Halkalı kuyruklu bir lemur
Yüksek yapılı primatlarda bulunmayan kıllı bir kuyruğu, uzun bir burnu ve ellerinde ve ayaklarında karşılıklı kavuşturulabilen birinci parmakları bulunmaktadır.

yassılaşmış ve öne doğru yönelmiş yüze sahip yüksek organizasyonlu primatlar ortaya çıkmıştır.

Fakat küçük böcekleri ve ağaç dallarını tutma yeteneğine sahip ellere ve üst üste çakışma bölgeleri geniş keskin gözlere sahip olma da ağaçlarda sürdürülen böcekçil bir yaşamın gereklerini tam olarak karşılayamamıştır. Bunlara ek olarak görmeyle ilgili işlevlerin eşgüdümünü sağlayabilen daha gelişmiş sinirsel ve kas mekanizmalarının gelişmesine gereksinim duyulmuştur.

Bu gereksinim de kuşkusuz primatların beyinlerindeki gelişmelere yol açan ilk etken oluşmuştur.

Bu düşünce içerisinde, primatların özelliklerini, ağaçlarda sürdürülen bir yaşam tarzının gereksinmeleriyle bağdaştırmaya devam edebiliriz. Fakat esas önemli nokta; insan olarak bizim için önemli sayılan özelliklerimizin, ilk olarak ağaçlarda yaşayıp, yaprak ve meyveden oluşan standart bir primat besiniyle beslenen ilk atalarımızın, bunlara ek olarak hareketli böceklerle de beslenmesi nedeniyle gelişmiş olmasıdır.

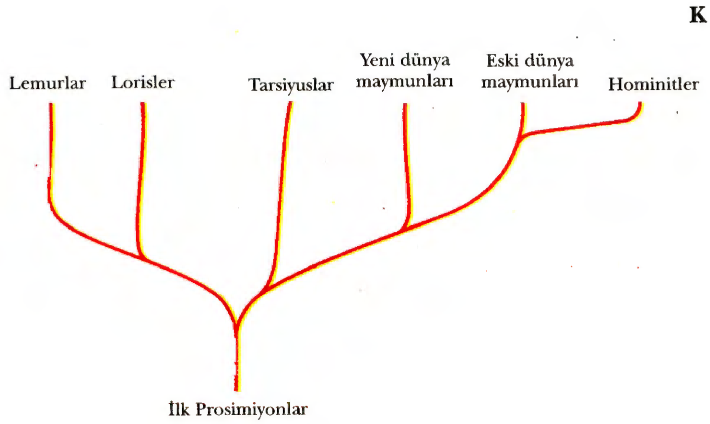
PROSIMIA = PROSİMİYANLAR

Bugün yaşayan primatlar genellikle iki alttakıma ayrılır. Prosimiyanlar [Stepsirhini (ya da Prosimii)] ve anthropoyitler [Haplorhini (ya da Anthropoidea)]. İlk takım olan prosimiyanlar ("ilkin maymunlar") az ya da çok ilkel primatlardan meydana gelmiş olan ve lemurlar, ayeayeler, lorisler, pottolar ve galagoları içerisine alan karışık bir takımdır.

Günümüzde yaşayan lemurlar ve ayeayeler sadece Afrika'nın doğu kıyısında bulunan Madagaskar adasında yaşarlar. Onların akrabaları olan lorisler, pottolar ve galagolar Güney Asya ve Tropik Afrika'da yaşarlar. Lemurların çoğu, yüksek organizasyonlu primatlara göre daha fazla kıllı bir posta sahip, oldukça küçük ağaç hayvanlarıdır. Onlar, tilkilerdeki gibi uzun bir buruna ve kıllı bir kuyruğa sahip olmaları nedeniyle yüksek organizasyonlu primatlara pek benzemezler (Şekil 25.35). Ancak yassı tırnak taşıyan baş parmakları diğer parmaklarıyla karşılıklı olarak kavuşturulabilmektedir.

ANTHROPOIDEA = ANTHROPOYİTLER = İNSANIMSI MAYMUNLAR

İkinci alttakım olan anthropoyitler (Haplorhini), tarsiyusları, Yenidünya maymunlarını, Eskidünya maymunlarını, gibbonları ve homi-



25.36 Primatların bugün yaşayan grupları arasındaki kuramsal filogenetik akrabalıklar
Tarsiyerlere giden evrimsel çizginin ayrıldığı noktanın kesin yeri tartışmalıdır.

nitleri: insan benzeri maymunları (kuyruksuz maymunlar) ve insanları kapsar. İlk anthropoyit temsilcilerinin, Oligosen döneminde, ilkel prosimiyanlardan evrimleşmesinin ardından, tarsiyuslar daha sonra Yenidünya maymunları (marmotları da içeren), Eeskidünya maymunları ve insanları içeren iki ya da daha fazla antropoyit soyuna ayrılacak olan, ana soy çizgisinden ayrılmışlardır. Bu varsayıma dayalı olan akrabalıklar Şekil 25.36'da şematize edilmiştir.

Anthropoyit alttakımının kabul edilen sınıflandırılması aşağıda verilmiştir:

Alttakım Haplorhini (ya da Anthropoidea)
- Üstfamilya Tarsii
  - Familya Tarsiidae
- Üstfamilya Platyrrhini (ya da Ceboidea)
  - Familya Cebidae = Yenidünya Maymunları
  - Familya Callithricidae, marmotlar
  - Familya Callimiconidae, Goeldi maymunu
- Üstfamilya Catarrhini
  - Familya Cercopithecidae = Eskidünya maymunları ve babunlar
- Familya Hylobatidae, gibbonlar
- Familya Pongidae = insan benzeri maymunlar (kuyruksuz maymunlar)
- Familya Hominidae = insanlar



25.37 Bir tarsiyus
Farklı bir yüz şekline ve öne doğru yönelmiş büyük gözlere dikkat ediniz.

Tarsiyuslar Filipinler ve Doğu Hint adalarında bulunan, küçük ve krepuskular (gün doğmadan önce faaliyet gösteren) hayvanlar olup, lemurlardan daha gelişmiş ve özelleşmiş prosimiyanlardır (Şekil 25.37). Bazı yönlerden maymunlara yüzeysel bir benzerlik göstermelerine karşın, diğer primatlardan, birçok yönden farklıdırlar. Burun lemurdan daha kısa olduğundan daha fazla bir şekilde öne doğru yönelmiştir. Arka üyeleri uzundur ve tırmanma için özelleşmiştir. Uzun olan kuyruk uç kısmı dışında kıl taşımaz.

Maymunlar Yeni- ve Eskidünya maymunları burada belirtilenlerden daha başka birçok yönden farklılık gösterirler. Hatta bu farklardan üçü bir hayvanat bahçesini ziyaret sırasında bile kolayca görülebilir:





25.38 Bir Yenidünya ve Eskidünya maymunu
Solda: Bir böğürtken maymun (*Alouatta seniculus*) ; kavrayıcı kuyruğa sahip olan bir Yenidünya maymunudur. Sağda: Kırmızı patas (*Erythrocebus patas*), kuyruğu kavrayıcı olmayan bir Eskidünya maymunudur ve burun delikleri birbirine yakın olup, ön-aşağıya doğru yönelmiştir.



25.39 Borneo'daki Sunda Adasından bir gibbon (*Hylobates moloch*).
Uzun olan kollara dikkat ediniz.

(1) Çoğu Yenidünya maymunu kavrayıcı, yani neredeyse bir el kadar dalları tutma yeteneğine sahip bir kuyruğa sahiptirler; Eskidünya maymunlarının kuyrukları ise kavrayıcı değildir. (2) Yenidünya maymunlarının burun delikleri, geniş bir perde ile birbirinden ayrılmış olduğundan yan taraflara doğru açılmaktadır; Eskidünya maymunlarının burun delikleri ise çok ayrık değildir ve ön-aşağıya doğru yöneliktir. (3) Yenidünya maymunları, Eskidünya maymunlarının sahip oldukları, kalçadaki parlak kıllı bölgelerden, ischial beneklerden yoksundurlar.

En iyi bilinen Yenidünya maymunları arasında, kapuşinleri, böğürtken maymunları, örümcek maymunlarını (Şekil 25.38) ve sincap maymunlarını saymak mümkündür. Eskidünya maymunlarına da, makakalar, mandriller, babunlar, fil maymunları, mona maymunları ve Hindistanda yaşayan kutsal hanuman maymunları örnek gösterilebilir.

Gibbonlar Gibbonların birçok türü Güneydoğu Asya'da bulunurlar. Daha önce dahil edildikleri insan benzeri maymunlar (kuyruksuz maymunlar) grubundakilerinden daha küçüktürler; ayakta durduk-

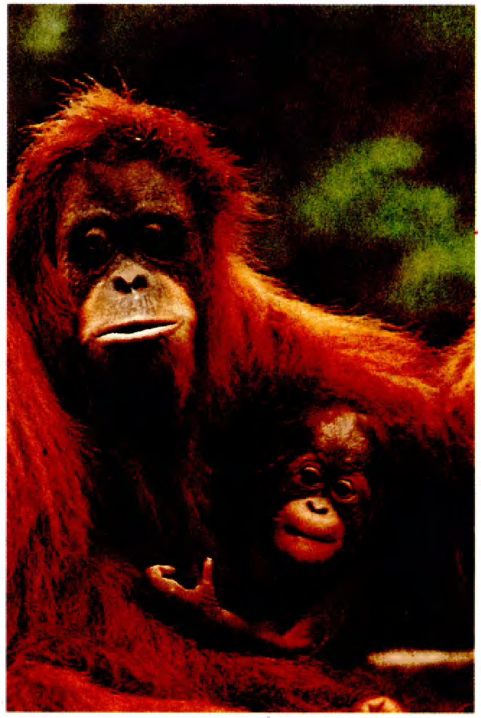
larında bir metre kadar yükseklikte olabilirler. Ayakta dururken, kolları yere değecek kadar uzundur. Ağaçlar üzerinde yetkin bir şekilde akrobatik hareket gösteren gibbonlar, zamanlarının hemen hemen tümünü ağaçlar üzerinde geçirirler (Şekil 25.39).

İnsan Benzeri Maymunlar = kuyruksuz maymunlar Bugün yaşayan insan benzeri büyük maymunlar (Pongidae) üç gruba ayrılır: orangutanlar, goriller ve şempanzeler. Bunların hepsi oldukça büyük vücutlu, kuyruksuz, büyük kafatası ve büyük beyni olan, uzun kollu hayvanlardır. Yerde iki ayakları üzerinde yürürken biraz öne doğru eğik olarak konumlanma özelliğine sahiptirler.

Orangutan'ın bugün yaşamakta olan tek bir türü Sumatra ve Borneo'da bulunur (Şekil 25.40). Orangutanlar, çok büyük (erkeklerin ortalama ağırlığı 75 kg.'dır) ve hareketlerinin de çok yavaş olmasına karşın, zamanlarının çoğunu ağaçlar üzerinde geçirirler ve yere çok seyrek olarak inerler.

Afrika'da iki form halinde bulunan goriller, insan benzeri (kuyruksuz) maymunların en büyükleridir (Şekil 25.41): yabani erkek gorillerin ağırlığı 200 kg.'a (hayvanat bahçesindekiler 275 kg.'a) ve boyları yaklaşık 2 m. yüksekliğe kadar ulaşabilir. Kolları insanlara göre daha uzun; fakat gibbonlara ve orangutanlara göre daha kısadır. Gibbon ve orangutanlardan farklı olarak, goriller genelde zamanlarının büyük bir bölümünü yerde geçirirler. Korkutucu bir görümleri olmasına karşın, genellikle saldırgan değildirler.

Anavatanı Tropik Afrika olan şempanzeler, psikolojik deneylerde yaygın olarak kullanılmaktadırlar. İnsan benzeri (kuyruksuz) maymunlar içerisinde genel görünüm olarak insana en çok benzerliği bunlar gösterirler (Şekil 25.42). Orangutanlarla aynı büyüklükte olmalarına karşın kolları daha kısadır. Zamanlarının çoğunu ağaçlar üzerinde geçirmelerine karşın, orangutanlara göre daha sıkça yere



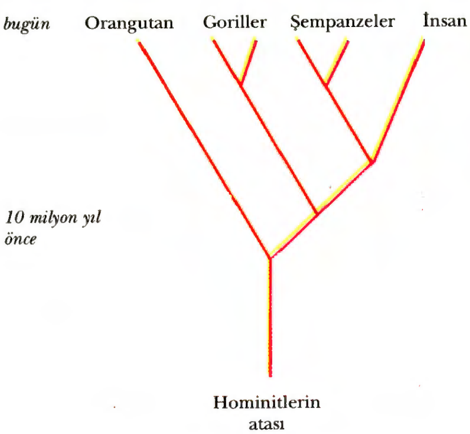
25.40 Yavrusu ile birlikte bir orangutan (*Pongo pygmaeus*)



25.41 Yere inmiş olan ve göğsüne vuran genç bir goril (*Gorilla gorilla*)



25.42 Küçük bir bitki parçasını alet gibi kullanarak, termitleri yuvadan çıkarmaya çalışan bir şempanze.



25.43 Bugün yaşayan insan benzeri (kuyruksuz) maymunlar ile insanlar arasındaki kuramsal evrimsel akrabalıklar
Şemada gösterildiği gibi goril ve şempanzelerin ikişer türü vardır.

inerler ve bazen iki ayakları üzerinde hareket edebilirler (onların alışılagelmiş hareketleri dört ayak üzerinde olup, oynak yerlerinden el parmaklarını destek olarak kullanırlar). Oldukça zekidirler; kapı açma ve bazı ev aletlerini kullanma gibi işleri öğrenebilirler. Şempanzelere birşey öğretme hususundaki son başarı, işaret dili ve sembollerle haberleşmeyi öğretmek konularında olmuştur.

İNSANIN EVRİMİ

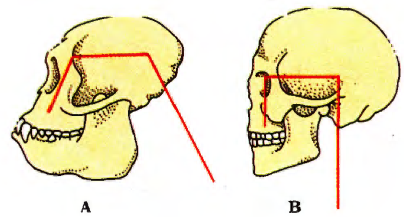
Hominidae familyasının üyeleri olan en ilk insanlar (geçerli olmayan bir grup olarak kabul edilen ve insan benzeri maymunlarla, insanları da içine alan hominitlerle karıştırılmamalıdır), çok büyük bir olasılıkla goriller ve şempanzelerin de evrimleştiği ortak bir pongit atadan oluşmuşlardır. Hem paleontolojik kanıtlar hem de biyokimyasal ve serolojik verilerden elde edilen bilgilere göre, insanlar ve şempanzelerin de ortak bir atadan ayrılma zamanı bakımından birbirlerine, goril, orangutan ya da gibbonlardan daha yakın bir ilişki içerisindedirler. Gerçekten de onların proteinlerindeki amino asit ve DNA'larındaki baz dizilerinin karşılaştırılması sonucunda, bazı araştırıcılar insan ve şempanze genlerinin %99'unun ortak olduğunu ortaya atmışlardır (sayfa 524 ve 525'teki tabloya bakınız). Bu, birbirini destekler durumdaki paleontolojik kanıtlar ve dizilerden elde edilen verilere göre, şempanzelere giden evrim çizgisinin hominitlerden ayrılması 4-6 milyon yıl öncesine dayanmaktadır. Bu akrabalık ilişkileri Şekil 25.43'te görülmektedir. İnsanları, insan benzeri (kuyruksuz) maymunlardan ayrı bir familya olarak kabul eden sınıflandırma ile Şekil 25.43'teki evrim ağacı arasındaki ayrılığı, büyük bir olasılıkla siz de farkedeceksiniz. Teknik ve mantıksal olarak ayrı familyaları oluşturan evrimsel dallar, ayrı cinsleri oluşturabilmek için, önce bu familyalara ayrılmalıdırlar. Eğer bugün olduğu gibi orangutanlarla şempanzeler aynı familyaya konulsa dahi, kanıtların çok kesin bir şekilde gösterdiği gibi, bu cinslere ulaşan evrimsel hatların 12 milyon yıl önce, insanlara ve şempanzelere giden evrimsel hatların ise bundan daha sonra ve ancak 4-6 milyon yıl önce ayrıldığı dikkate alınırsa, insan türlerinin Pongidae içerisine konulması şüphe götürmez. Fakat taksonomistler, insanları, ayrı bir familya olarak kabul edilen insan benzeri (kuyruksuz) maymunlardan hiçbir zaman farklı görmezler. Bunların iki ayrı familya olarak kabul edilmesi hâlâ kuşku ile karşılanmaktadır. Buna ek olarak insanlar ve şempanzeler aynı cins içerisinde sınıflandırılabilirler.

Bugün yaşayan insan benzeri (kuyruksuz) maymunlarla (en azından goril ve şempanzelerle) insanların ortak atası konusunda benimsenen en yaygın görüş, ilk olarak 25 milyon yıl önce ortaya çıkan (Miyosen döneminin başlangıcında) ve daha sonra geniş bir şekilde Avrupa, Asya ve Afrika'ya yayılan *Dryopithecus* cinsine ait birkaç türün fosillerinden elde edilen kanıtlara dayanır[5]. Bu hayvanların basık yuvarlak kafatasları, orta derecede supraorbital çizgileri ve kısmen ileriye yönelmiş göz ve çeneleri vardır. Kollar kısmen (daldan dala atlamak için) özelleşmiştir ve ayakları, iki ayak üzerine durma yeteneğine sahip olduğunu göstermektedir.

İnsan benzeri (kuyruksuz) maymunlar şeklinde olan bir atadan modern insanın evrimleşmesi sırasında oluşan pek çok anatomik de-

[5] Bazen *Proconsul* olarak adlandırılan Afrika formları burada kullanıldığı gibi *Dryopithecus* içerisinde yeralır.

ğişmelerden bazıları şunlardır: (1) Çeneler kısalmış (muzo daha kısalarak) ve dişler küçülmüştür. (2) Kafatası ile omurganın birleştiği nokta beyinin arka kısmından alt kısma kaymış ve kafatası omurganın üstünde dengeli bir duruma gelmiştir. (Şekil 25.44). (3) Beyin boşuluğu genişlemiş ve bunun sonucunda alın kısmı öne doğru çıkmıştır. (4) Kaş çıkıntıları ve üzerine kasların tutunduğu diğer çıkıntılar küçülmüştür. (5) Burun öne doğru yönelmiş, kenarları ve ucu belirginleşmiştir. (6) Kollar (büyük bir olasılıkla hiçbir zaman günümüz kuyruksuz maymunlarınki kadar uzun olmamasına karşın) kısalmıştır. (7) Ayak yassılaşmış ve bir yay oluşmuştur. (8) Ayak başparmağı diğer ayak parmaklarıyla karşı karşı getirebilecek bir yapı kazanmıştır. Çeşitli insan fosilleri bu özelliklerin ara formlarına sahiptirler.



25.44 İnsan ve maymun beyninin omurga ile birleşme şekillerine göre karşılaştırılması.
(A) Renkli çizgi, maymunlarda omurganın kafatasının arka ekseniyle geniş açı oluşturarak bağlandığını göstermektedir. (B) Modern insanda, omurga, kafatasıyla daha alttan ve kafatası ekseniyle yaklaşık olarak dik açı oluşturacak şekilde birleşmiştir. Yüz kısmı da yine kafatası eksenine yaklaşık dik açı yaparak birleşir.

İnsanların en belirgin özelliklerinden biri, iki ayakları üstünde hareket etmeleri ve bu ayakları üstünde dik durabilmeleridir. Bu özellik nasıl evrimleşmiş olabilir? Bu hususta şöyle bir görüş ortaya atılmıştır. Bizim atalarımız ormandan savanlara göç ettiklerinde, ağaç üzerindeki yaşam tarzına uyum göstermiş olan ön üyeler, yani kolları, hareketten başka işler için de kullanılmaya uyum yapmıştır. Fakat hareket etme sırasında kollarını kullanmaktan da tümüyle vazgeçmeyen bu canlılar, bugünkü şempanze ve gorillerinkine benzer bir tarzda el ayaları yerine ellerin dış kısımlarından destek alarak yürümeye başlamışlardır. Bu şekilde yürümek, şempanze gibi bir kara hayvanının, yürürken, elinde alet ya da silah gibi bir şey taşımasını da mümkün kılar ve bu sırada hayvan diğer kolunu bir baston gibi kullanır. Bu durum hayvanın haraket yeteneğini büyük ölçüde artırır.

Bugün en az üç milyon yıl önce meydana gelip ve iki ayak üstünde durmaya neden olan bu evrimsel seçilim hakkında, ciddi tartışmalar vardır. Uzun yıllar boyunca, ilkel hominitlerin avcı olduğunun kabul edilmesi, birçok bilim adamını, silahların tutulması için ellerin boş kalmasının gerekliliğini ve bunun da iki ayak üzerinde yürümeye neden olabileceğini düşünmeye yöneltmiştir. Ancak günümüzde kabul edilen bir düşünceye göre, ilkel hominitler çoğunlukla otçul olup, avcılık daha sonra ortaya çıkmıştır. Şu anda, iki ayak üzerinde durma özelliğinin toprak üzerindeki bitkisel besinlerle beslenmeye yol açan bir uyum sayesinde geliştiği düşünülmektedir. Fakat karasal yaşama yönelik bir uyum iki ayak üzerinde durma zorunluluğunu gerektirmez: Örneğin savanlara göç eden babunların ataları ve bunların daha eski formları da dört ayak üzerinde hareket etme özelliklerini sürdürmüşlerdir. İlk insanların besinleri ve iki ayak üzeride durma hakkındaki tüm bu görüşler, fosil kalıntılarının yetersizliği nedeniyle, sadece bir tasarı şeklinde kalmakta ve doğruluğu kanıtlanamamaktadır.

Diğer parmaklarla karşılıklı olarak getirilebilen baş parmakları nedeniyle, ilk hominitler, aletleri sadece taşımaya değil onları yapıp kullanmaya yönelik uyumlar da geçirmiş olmalıdırlar. Tüm bu yetenekler şempanzelerde görülmektedir. Orta Tanzanya'daki Gombe Nehri Araştırma Merkezinden Jane Goodall, bu hayvanların çubukla dürterek ya da çayır otlarının sivri uçlu yapraklarını kullanarak, karınca ve termitleri yuvalarından çıkarıp yediklerini (Şekil 25.42) ve taşlar yardımıyla sert kabuklu yemişleri kırdıklarını rapor etmiştir. Eğer ilkel hominitlerin bazı temsilcilerinde bu el becerileri giderek önem kazandıysa, daha sonra ellerin serbest kalmasına da yönelik bir seçilim gerçekleşmiş olabilir. Bu durum da, dik durmaya yönelik bir değişikliğe yol açmış olabilir.

Dik duruşun başka bir avantajı da çevreyi sürekli olarak kontrol altında tutmaktır. Ormanda, yerde yaşayan bir şempanze için gerek-

li olmasa da, açık alanda ve yerde yaşayan bir canlı için bu özellik çok önemlidir.

FOSİL İNSANLAR

İlk insan fosiline ait kemikler Johann Karl Fuhlrott tarafından 1856'da Almanya'da bulundu. Fuhlrott ve onu destekleyenler bu fosillerin modern insanlardan oldukça farklı, çok eski organizmaların kalıntıları olduğunu iddia ettiler. Onun fikrine karşı olanlar ise, bunların çeşitli yerlerinden zedelenmiş insan vücutlarının kalıntıları olduğunu iddia ederek heyecanlı ve hareketli bir tartışma içine girmişlerdir. Fuhlrott'un iddiasının kesin doğruluğunun kanıtlanması; ancak uzun yıllar boyunca pek çok benzer fosilin bulunmasıyla mümkün olmuştur.

1856'dan sonra eski insanlara ait pek çok kemik bulunmuştur. Başlangıçta Antropologlar biyolojik ölçütlere dikkat etmeden, herbir yeni fosil buluntusunu yeni bir tür ve yeni bir cins olarak tanımlamışlardır. Böylece organizmaların olası ilişkilerine bakmadan, onları adlandırılıp çok uzun isim listeleri oluşturmuşlardır. Yakın zamanda, türleşme ve tür içi farklılıkları da içine alan modern biyolojik kurallar uygulanarak, insan fosillerinin incelenmesi ve özellikle Afrika'da pek çok yeni fosilin bulunmasıyla, insanın evrimi hakkındaki bilgilerimiz gittikçe artmakta ve bu bilgiler bir düzene sokulmaktadır. Fakat yine de bilinmeyen pek çok şey ve hâlâ elde edilen bu bilgilerin nasıl yorumlanacağı konusunda önemli anlaşmazlıklar vardır. Burada, mümkün görülen açıklamalardan yalnız bir kaçının çok kısa bir özeti verilmiştir.

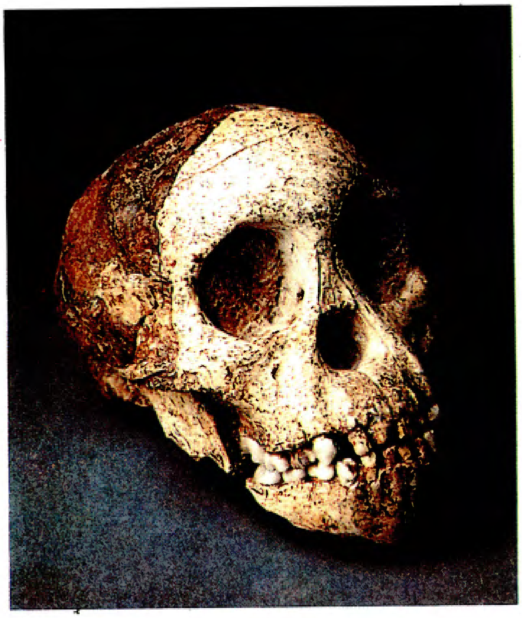
Fosilleri bulunan ilk gerçek hominitler *Australopithecus* cinsine dahil edilmişlerdir (australis "güneye ait" ve pithecus "insansı maymun" demektir; güney insanı olarak adlandırılmıştır; çünkü ilk örnekler Güney Afrika'da bulunmuştur). *Australopithecus*'un bilinen en eski fosilleri, bugün, genellikle *Australopithecus afarensis* türüne dahil edilmişlerdir ve bu fosiller yaklaşık 4 milyon yıl yaşındadırlar. Bu türün 4-6 milyon yıl öncesinden kaynaklandığı, insanların ilk kez Pleyistosen'de ortaya çıktığı ve Pliyosen'den itibaren de yaygınlaştığı düşünülmektedir (sayfa 546 daki tablo 19.1'e bakınız). Daha sonra da, *A. afarensis* yerine *A. africanus* olarak adlandırılmıştır (Şekil 25.45).

Bundan sonra, çağdaş Aaustralopithecine'nin en az üç türünün bir milyon yıl süre boyunca yaşadıkları anlaşılmıştır. *A. africanus* diğer türlerden daha küçük dişlere ve daha ince bir yapıya sahiptir. Kafatasının üzerindeki büyük bir tepe kısmı ile belirgin olan *A. robustus*'un boyu ortalama 40 cm. kadardır (şekli 25.46 A-B). Çağdaş Australopithecine'nin üçüncü türü olan *A. boisei* ise *A. robustus*'tan daha küçüktür: Bu üç türün sırasıyla ve bir tür tümüyle ortadan kalkmadan diğer türün ortaya çıkacağı şekilde ve belirli bir süre aynı zaman diliminde birlikte yaşadıkları sanılmaktadır.

Doğu ve Güney Afrika'da fosil olarak bulunan tüm Austrolopithecine türlerinin tamamen iki ayak üzerinde hareket edebilecek özellikte olmalarına karşın, bunların modern insan kadar dik duramadıkları saptanmıştır. Büyük çeneleri olmasına karşın hemen hemen alın kısımları ve çene ucu çıkıntıları yoktur. Kraniyal kapasitele-



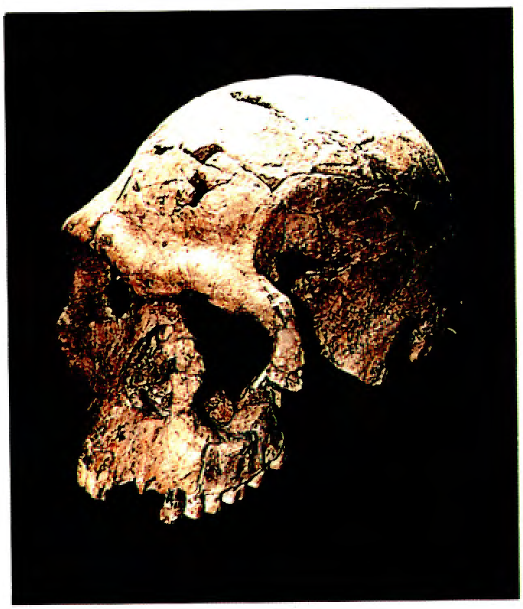
24.45 Restore edilmiş bir *Australopithecus africanus*'un ayaktaki duruşu.
Bu ilkel insan tümüyle iki ayak üzerinde hareket etmesine karşın, bugünkü insan gibi dik duramamaktaydı.



A



B

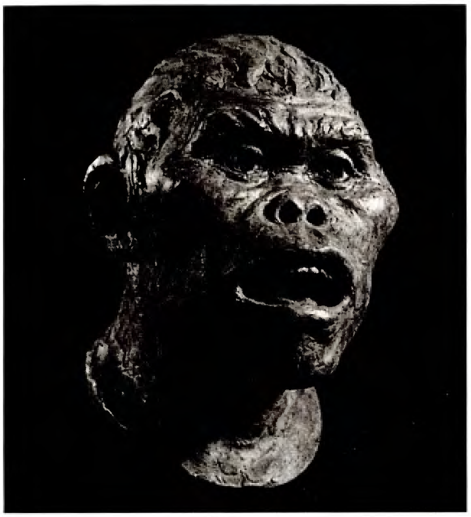




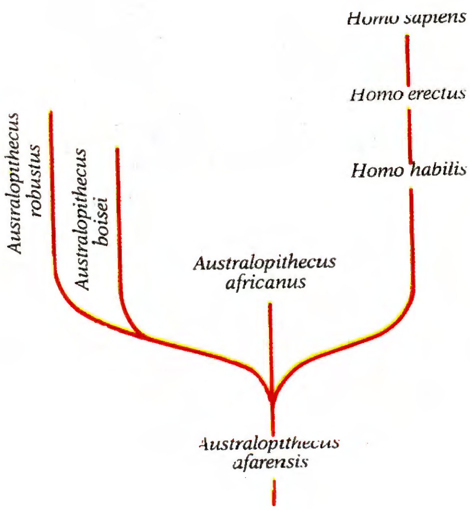
D

25.46 Tarih öncesi insanlarının kafatasları

(A) Beş yaşındaki bir *Australopithecus africanus*'a ait bir kafatası. (B) *A. robustus.* (C) *Homo habilis* (D) Çoğu zaman Java adamı olarak isimlendirilen *H. erectus.*



25.47 ***Australopithecus africanus*'un restore edilmiş kafatası**



25.48 Bugün bilinen hominitler arasındaki filogenetik akrabalıklar

Hominitlerin filogenetik ağaçları hakkında hâlâ evrensel bir fikir birliği yoktur. Bu soy ağacı mümkün olabilecek filogenetik yorumlardan yalnız birini göstermektedir.

ri 450-550 cc, modern insanınki 1.200-1.600 (ortalama 1360) cc ve şempanzeninki 350-450 cc. (Şeki 25.47)'dir. Büyük bir olasılıkla, işlenmemiş(yontulmamış) taşları ve odun parçalarını alet olarak kullanmaktaydılar.

Australopithecinlerin ilk keşfinden sonra, uzunca bir süre, *A. robustus* ve *A. boisei*'nin evrimsel gelişimlerinin sona erdiği iddia edilmiştir. Yani, bunlar zamanımıza kadar ulaşan döller verememişlerdir. Bu görüşe göre *A. africanus* bizim cinsimiz olan *Homo* cinsinin atasıdır. Bu açıklamadan sonra ciddi bir sorun ortaya çıkmıştır. İlkel *Homo* formlarına (*Homo habilis*) ait kalıntıların çıkarıldığı yerlerde *A. africanus* ve *A. robustus*'un kemiklerine de birlikte rastlanmıştır. Daha sonra da *A. boisei* ile *Homo habilis* fosilleri birlikte bulununca Australopithecinlerin *Homo* ile aynı devirde yaşamış olabilecekleri fikri kuvvetlenmiştir. Son yıllarda elde edilen kanıtlara göre *A. afarensis* gerçekte hem *Homo* hem de *Australopithecus* soylarının ataları olarak kabul edilmiştir (Şekil 25.48).

Homo soyunun ilk belirgin temsilcisi olan *Homo habilis* (Şekil 25.46c)'in Australopithecinlerden daha büyük beyin boşlukları vardı. Yaklaşık 650-775 cc.'lik bir kafatası kapasitesine sahip olan *H. habilis*'in taşları sadece kullanmayıp, onları çeşitli amaçları için şekilendirip düzelttiği konusunda da inandırıcı kanıtlar bulunmaktadır.

İnsan evriminin daha sonraki basamağındaki temsilcisinin ise, Asya, Afrika ve Avrupa'da bulunan fosillere bakarak *H. erectus*[6] (orijinal adı *Pithecantropus erectus* olup genellikle Java adamı olarak adlandırılır) olduğuna inanılır (Şekil 25.46 D). *Homo habilis* soyundan geldiğine inanılan bu tür, yaklaşık 1.5 milyon yıl önce ortaya çıkmıştır. Beyin boşluğu kapasitesi oldukça fazla olup, ortalama 900 cc. civarındadır. Buna karşılık çekik, iri bir çenesi, büyük dişleri, geriye çekilmiş bir alnı, kemikli büyük kaş kemerli ve geniş, alçak köprülü bir burnu ile yüz kısmı oldukça ilkel bir yapıda kalmıştır. Bu türün bireyleri sadece alet yapıp kullanmakla kalmamış, aynı zamanda ateş de kullanmışlardır. Kafatasının iç kısmındaki girintiler beyindeki konuşma merkezinin varlığına işaret etmektedir. Fakat bunların hangi dili ve nasıl kullandıklarını öğrenmemiz asla mümkün olmayacaktır.

Modern insana Latince "akıllı insan" anlamına gelen *Homo sapiens* ismi verilmiştir. Fosil kanıtlarına göre bu türün ilk temsilcileri 250.000 yıl önce ortaya çıkmıştır. Çok büyük bir olasılıkla *H. sapiens*, *H. erectus*'tan evrimleşmiştir. Fakat bu evrimsel geçişin ilk basamaklarının nerede meydana geldiği konusunda kesin bir bilgimiz yoktur. Bir düşünceye göre bizim türümüzün ortaya çıkışı Afrika'da olmuş ve 150.000 yıl önce Avrupa ve Asya'ya yayılmıştır. Başka bir hipoteze göre ise, Afrika'ya geri göç eden Avrasya kökenli formlardan ilk *Homo* bireyleri oluşmuştur. Her iki durumda da ilk insanların Avustralya ve Pasifik adalarına göçleri daha sonra gerçekleşmiştir. Sibirya üzerinden Amerika'ya geçmeleri ise oldukça yakın zamanda olmuştur.

Bu ilkel insanlar avcı-yakalayıcı olup *Homo sapiens neanderthalensis* olarak adlandırılırlar[7]. Bunlar Fuhlrott tarafından kemikleri bulunan formlardır.

[6] *Homo erectus* daha önce *Pithecanthropus*, *Sinanthropus*, *Telanthropus* ve *Atlanthropus* olarak adlandırılan formları içerisine almaktadır. Bazı bilim adamları da daha önce *Homo habilis* olarak kabul edilen fosilleri *Homo erectus* olarak kabul ederler.

[7] Bazı bilim adamları hâlâ, Neanderthal adamının *Homo sapiens*'ten farklı olduğunu kabul ederler ve onu *Homo neanderthalensis* olarak tanımlarlar.

Neanderthal'ler 160-175 cm. boyunda, geriye basık alın ve çenelerle, ileriye fırlamış kaş kemerine sahiptirler. Fakat beyinleri günümüz insanlarının beyinleri büyüklüğündeydi (belki de daha da büyüktü). Birçok alet yapmışlar ve ölülerini gömmüşlerdir. Ölülerini gömmeleri onların dini ve bazı soyut duygularının varlığını göstermektedir.



25.49 İlkel bir kazıcı
Büyük bir olasılıkla yarım milyon yıl önceki insanların sığınaklarını kazmak için kullandıkları taş alet.

İNSAN IRKLARI

Geniş alanlara yayılan türler genellikle coğrafik alttürlere ve ırklara ayrılma eğilimindedirler. İnsanlar da bundan soyutlanamazlar. *Homo sapiens* çok büyük ölçülerde farklılık gösteren bir tür olup, bölgesel insan grupları da birbirlerinden farklılıklar gösterirler (ya da insanların son yüzyıllarda çok yer değiştirmelerinden önce böyle idi). Örneğin, İskandinavyalıların gözleri mavi ve tenleri açık renkli, Doğu Avrupalıların tenleri koyu ve gözleri kahverenklidir. Eskimo'lar Mohawk kızılderililerinden farklı gözükürler, aynı şekilde onlar da Apaçilerden farklıdır. Bu üç grup da 12.000 yıl önce Amerika'ya gelen bir ırktan meydana gelmişlerdir. Bu farklılıkların çoğu, büyük bir olasılıkla değişik çevre koşullarına karşı gelişen uyumlardan kaynaklanmaktadır. Örneğin, tropikal ve subtropikal bölgelerde yaygın olan koyu deri rengi güneşin morötesi ışınlarına karşı bir uyum olabilir.

Irklar, kalıtşal olarak birbirlerinden farklı olmasına karşın, aralarında verimli döller oluşturabilen bölgesel insan topluluklarıdır. Bu topluluklar arasında kesin farklılıkların görülmesi oldukça zayıftır ve insanlardaki tipik özellikler geniş bir alanda kademeli olarak ortaya çıkmaktadır. Irkların ayrımı oldukça yapaydır ve saf ırk yoktur. Bazı bilim adamları insanları 30 ırka ayırırken, diğerleri Kafkazoyit, Mongoloyit ve Negroyit olmak üzere yalnız üç ırk olduğunu kabul ederler. Yaygın bir şekilde kullanılan başka bir sistemde de insanlar beş ırka ayrılmıştır. Bunlar, yukarıdaki üçüne ilaveten Amerikan Kızılderilileri ve Avustralya yerlileridir.

Bu sistemlerden hiçbirinin diğerinden daha fazla bir biyolojik değeri yoktur. Çünkü ırklar insanların yapay olarak oluşturdukları kategorilerdir. Biyolojik olarak doğru olan şey, *Homo sapiens* türündeki coğrafik çeşitliliklerdir ve bu özellikler de insanların göç ile aynı bölgede birlikte yaşaması sonucu ortadan kalkmaktadır. Bugün insanların birbirini eş olarak seçmelerindeki temel engel coğrafik değil, kültürel ve sosyaldır ve bu engeller orijinal coğrafik engeller kadar etkilidir. Bu nedenle insan ırkları arasındaki farklar zaman geçtikçe büyük bir olasılıkla daha da azalacaktır. Bu durum, diğer türlerde, sayılamayacak kadar çok meydana gelen bir olaydır.

BİYOLOJİK VE KÜLTÜREL EVRİMİN BİRBİRİNİ ETKİLEMESİ

Günümüz antropologlarının en önemli ve ilginç buluşlarından biri, ilk insanların, beyinlerinin maymunlarınkinden daha büyük hale gelmeden uzunca bir süre önce de aletleri kullanmış olduklarının saptanmasıdır. Böylece, bu aletleri kullanmak için büyük bir beyine ve gelişmiş bir zekaya sahip olmanın gerekliliği fikri de geçerliliğini yitirmiştir. Bir insanın alet yapması (Şekil 25.49) ve kullanması onun bu hususta daha az yetenekli insanlara karşı üstün olmasını sağlamıştır. Böylece sinirsel mekanizmada görülen çok kuvvetli bir seçilim ile

alet kullanımı teşvik edilmiştir. Bu nedenle, kültürün, insan zekasının gelişmesi sonucunda oluştuğu fikri yerine, günümüz insanının yüksek zekasının kültürün gelişmesine paralel olarak, hatta onun sonucu olarak geliştiği fikrini kabul edebiliriz.

Kültürel evrim, biyolojik evrimden daha hızlı adımlarla ilerleyebilir. Kalıtımın bir birimi gibi olan kelimeler, yeni gelişmelerle yayılan ve ortaya çıkan birkaç yetenekli bireyin yardımıyla başat hale geçen genlerden daha yaygın bir örgü şeklinde birbirinin içine girerek devam etmektedir. Bunlar gelecekte çok daha iyi bir şekilde olacaklardır.

İnsanlar, çevresini değiştirme bakımından eşsiz bir yeteneğe sahiptir. Bu durum, insanın ilişki kurduğu tüm türlerin evrim yollarını belirgin bir şekilde etkilemektedir. Örneğin, antibiyotiklerin kullanımına bağlı olarak bakterilerin yeni suşları gelişmiş, birçok böcek türü öldürücü ilaçların kullanımı sonucunda meydana gelen seçilim ile, fizyolojik ve davranış bakımından yeni özellikler kazanmış, ormanların tarımsal amaçla temizlenmesi, bazı türlerin populasyon yoğunluklarının çok önemli bir şekilde azalmasına, diğerlerinin ise artmasına neden olmuştur. Çok uzun bir zaman dilimi içerisinde, av olarak kullanılan türler ile onların avlayıcıları ve parazitleri arasındaki ortaya çıkan dengeler yok edilmiş, bu olaylar kısa sürede ekosistemi etkilemiştir.

İnsanların bazı işlevleri çevre üzerinde kasıtlı, birçoğu ise kasıtsızdır. İster kasıtlı olsun isterse kasıtsız, bu işlevler yaşamın başlangıcından bu yana dünya üzerinde çok hızlı bir değişime neden olmuşlardır. Bölüm 40'ta göreceğimiz gibi, insan işlevleri atmosferdeki koruyucu tabaka olan ozonu yok ederek ve CO_2 konsantrasyonunun aşırı artmasına neden olarak büyük iklim değişikliklerine zemin hazırlamıştır. Hızlı şekilde şehirleşmenin sonucu olarak ekosistemler de çok hızlı bir şekilde bozulmaktadır. İnsan türünün en büyük sorumluluğu, bilim ve teknolojik bilgileri, gerek kendi ve gerekse çevresinde yeralan diğer organizmaların korunmasına yönelik bir şekilde kullanmaktır. Theodosius Dobzhansky'nin ifade ettiği gibi "Yaradılış bir eylem değil; fakat bir süreçtir. O beş ya da altı bin yıl önce olmuş, bitmiş değildir, o gözlerimizin önünde devam ediyor. İnsan yalnız seyirci değil, yaradılış sürecinde bir yardımcı, bir iş arkadaşı, bir ortak olarak görev yapabilir"[8].

Biz insanlar yalnız diğer türlerin evrimini değil, aynı zamanda kendi türümüzün gelecek evrimini de, maksatlı bir şekilde etkilemekteyiz. Günümüzdeki modern ilaçları kullanarak, öldürücü olabilecek büyük genetik kusurlara sahip insanları kurtarmakla, doğal seçilim ile daha önce elenen genlerin devamı sağlanmaktadır. Bu, bizim öyjeniyi (insan ırkının kalıtım yoluyla ıslahına çalışan bilim dalı) geliştirmemiz mi yoksa bazı genlerin varlığının devam etmesini, yasa ya da sosyal baskı ile kısıtlamamız ve bazı genetik özelliklerin devamını sağlamamız mı demektir? Bu konuya yanıt bulmaya çalışan bazı düşünürler, türlerin fiziksel azalmasının kaçınılmaz nedenleri hakkında fikir yürütmektedirler. Diğer bazı düşünürler ise, modern insanın yaşadığı ve kendisinin düzenlediği çevrede, daha önceleri has-

[8] Bu ve tırnak içerisindeki diğer ifadeler T. Dobzhansky'nin "Evolotion: Implications for religion" adlı kitabından alınmıştır.

talık yapan özelliklerde bir artış görülmesine karşın, bu özelliklerin artık eskisi kadar zararlı olmadıklarını savunurlar. Dobzhansky'nin söylediği gibi "İnsan, genlerini çevresine adapte etmesinden daha çok, çevresini, genlerine adapte eder".

Evrimimizin kontrol edilişi, artık, sadece, üremememizi kontrol edişimizle sınırlı kalmayacaktır. Bugün genetik kodlar okunabilmektedir. Geliştirilen rekombinant DNA tekniği ile genlerin, yeni bir canlı oluşturmak için amaçlı bir şekilde değiştirilebileceği günler gelecektir. O gün geldiğinde neyi düzenleyeceğiz? Nasıl karar vereceğiz? İnsanoğlunda neler aramalıyız? Kas erimesi ya da orak hücreli anemiye neden olan genlerden kendi türümüzün kurtulmasının gerektiğine hepimiz katılmalıyız. Bu genlerden kurtulmak için yapılan çalışmalar önemli sonuçlar vermeye başlamıştır. Bunların yanında herkesin hemfikir olmadığı bazı görüşler de ortaya atılabilir. Dobzhansky'nin sorduğu gibi "gelişmiş kaslara sahip atletlerin mi, ya da zeki entellektüellerin mi, ya da ince duyulu sanatçıların mı doğması için çalışmalıyız? Yoksa bu belirtilen özelliklere belirli oranlarda sahip populasyonlar için mi? "Buna kim karar verebilecek? ve buna karar verecekleri kim kontrol edecek?

Bunlardan daha da önemli olan bir sorun ise insan populasyonunun büyüklüğünün doğal etmenler tarafından mı yoksa bizim tarafımızdan mı düzenlenmesinin gerektiğine karar vermektir. Bazı insanlar sıtmayı yok etme, kanseri ve kalp hastalıklarını tedavi etme ya da yaşlanmayı yavaşlatma çalışmalarının tümüyle serbest bırakılıp bırakılmamasının gerekli olup olmadığını sormaktadırlar. Bu kişiler, günümüzdeki nüfus sorununun, ölümün kontrolü yönünde elde edilen büyük teknolojik gelişmeler sonucunda ortaya çıktığını vurgulamaktadırlar. Toplumlar genellikle ölüm kontrolüne karşı istekli olmalarına karşın doğum kontrolüne karşı isteksiz davranmaktadırlar. Hiçbir tür, doğum ve ölüm oranları dengelenmemiş bir populasyonda, varlığını belirli bir şekilde devam ettiremez.

Biyolojik, ekonomik, politik ve ahlaki olan bu çok karışık ve moral bozucu sorunlarla çok kısa bir süre sonra karşı karşıya kalınacaktır. Tarih, insanlara, uygun olmayan (yakışmayan) populasyon kontrol yöntemleri sağlamıştır. Gelecek birkaç yeni kuşağın bu sorulara vereceği yanıtların, ilk hücrenin ilkel denizlerde oluşumundan bu yana meydana gelen olaylarda olduğu gibi, onların geleceğine de çok derin etkisi olacaktır.

ÇALIŞMA SORULARI

1. Bir yıldızın yeryüzüne çarpması ya da çok büyük volkanik faaliyetler sonucu, eğer, fotosentez, bir yıllığına duracak olursa, hangi tip bitki ve hayvanlar yaşamlarını sürdürebilir ve hangileri ölerek ortadan kalkarlar? Eğer karanlık üç yıl sürecek olursa ne olur?
2. Bazı araştırıcılar, dinozorların soyunun tükenmesine yol açan kriz olmasaydı, primatları da içine alan birçok memeli türünün asla ortaya çıkmayacağını ileri sürerler. Bu varsayım ne derece akla uygundur? Sürüngenler (ya da dinozorlar), bugün memeliler tarafından işgal edilen nişlerin birçoğunu etkin bir şekilde zaptetme kapasitesine sahip miydi ve filogenetik olarak daha sonra ortaya çıkanları bazı nişlerden yoksun bırakmış mıdır?

3. "Balık Çağı" terimi, balıkların vücut planının kendilerinden daha eski omurgasızların vücut planına karşı daha üstün olduğunu ve omurgasız hayvan türlerinin daha önce doldurdukları nişlerden onları dışarı sürerek ve büyük bir dallanma göstererek, bu nişlerin balıklar tarafından doldurulduğunu ifade eder. Fakat balıkları bu şekilde baskın ve önemli kılan nedir?
4. Amfibi Çağı ve Sürüngen Çağı, bu hayvanların karasal nişleri işgal etmedeki büyük yetenekleriyle uygunluk gösterir. Bu yetenek sırasıyla, büyük bir olasılıkla kuş ve memelilerde maksimuma ulaşır. Henüz hiç kimse "Kuş Çağı" terimini kullanmamıştır. Sürüngenlere karşı kuşları üstün kılan kuş yaşam tarzının ve vücut planının yararı ve maliyeti nedir? Henüz memelileri başat konuma geçirmeyen nedir?
5. Eğer yeryüzü, büyük türlerin çoğunu ortadan kaldıracak bir krize maruz kalsa, yeni bir evrimsel çağa sahip olabiliriz. Memelilerin yerini alabilecek yeni omurgalı sınıfları için akla uygun bir model kurunuz.

BÖLÜM İLE İLGİLİ KAVRAMLAR

- Omurgasız kordalıların özellikleri
  - Anatomi
  - Fizyoloji
  - Gelişim
- Omurgalı dokuları: Yapı ve İşlev
  - Epitel
  - Bağ Doku
    - Kan ve lenf
    - Gevşek ve sıkı bağ doku
    - Kıkırdak ve kemik
    - Kas ve sinir
    - Karasal yaşam için uyumlar
- Omurgalı filogenisi
  - Balıkların evrimi
  - Günümüz balık türlerinin başat duruma geçmesine yol açan uyumlar
  - Karaya geçen olası öncül türler
  - Amfibilere özgü özellikler
  - Sürüngenlere özgü özellikler
    - Karasal yaşama uyumlar
    - Sürüngenler içerisinde evrimsel modeller
- Kuşlara özgü özellikler
- Memelilere özgü özellikler
- Memelilerin bellibaşlı takımları
- Primatlara özgü özellikler

ÖNERİLEN KAYNAKLAR

ALVAREZ, W., and F. ASARO, 1990. What caused the mass extinctions? An extraterrestrial impact, *Scientific American* 263 (4).

BAKKER, R. T., 1975. Dinosaur renaissance, *Scientific American* 232 (4). (Offprint 916) *Reasons for believing that the dinosaurs were warm-blooded and that the birds descended from them.*

CONROY, G., 1990. *Primate Evolution.* W.W. Norton, New York.

COURTILLOTT, V. E., 1990. What caused the mass extinctions? A volcanic eruption, *Scientific American* 263 (4).

GLEN, W., 1990. What killed the dinosaurs? *American Scientist* 78, 354–370.

LEWONTIN, R. C., 1982. *Human Diversity.* W. H. Freeman, New York. *Excellent.*

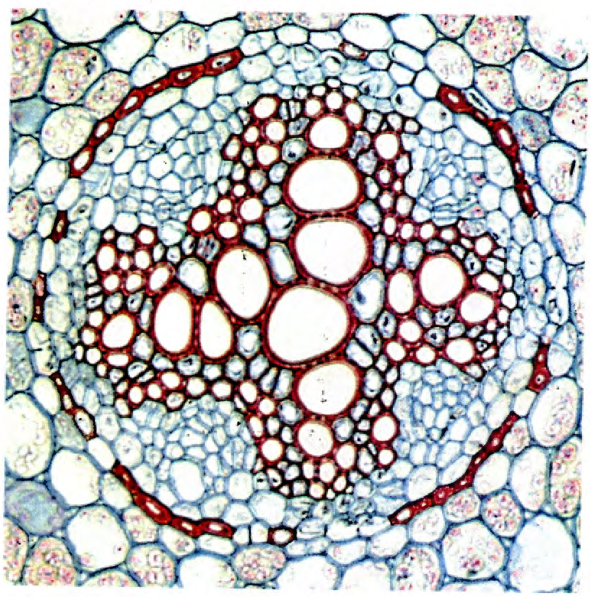
LOVEJOY, C. O., 1988. Evolution of human walking, *Scientific American* 259 (5). *Fascinating analysis of the "Lucy" fossil showing how anthropologists are able to conclude that our ancestors were bipedal three million years ago.*

PILBEAM, D., 1984. The descent of hominoids and hominids, *Scientific American* 250 (3). *An excellent summary of current ideas about human evolution.*

SIMPSON, G. G., 1983. *Fossils and the history of life.* W. H. Freeman, New York. *Excellent nontechnical treatment.*

STRINGER, C. B., 1990. The emergence of modern humans, *Scientific American* 263 (6). *A comparison of the DNA of various human groups is used to reconstruct and date the origin of our species.*

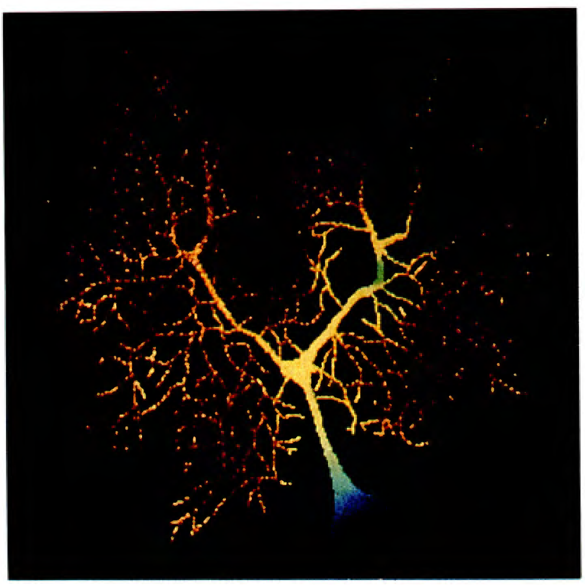
TELEKI, G., 1973. The omnivorous chimpanzee, *Scientific American* 228 (1). (Offprint 682) *Evidence that chimpanzees, formerly thought entirely herbivorous, sometimes hunt and kill other mammals for food.*





KISIM V

ORGANİZMALARIN BİYOLOJİSİ





Kısım V

Kısımla ilgili başlangıç fotoğrafları

(1) Bir düğün çiçeğinin öz yapısı yaklaşık 500 kez büyütülmüştür. Burada, kalın çeperli ksilem hücreleri tarafından oluşturulan tipik ışınsal yapı görülmektedir. İletim hücreleri bitkide yukarı yönde su ve çözünmüş minerallerin taşınmasından sorumludur.

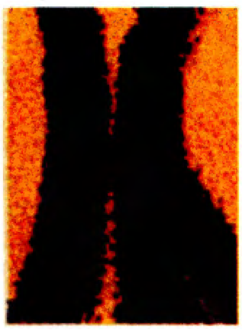
(2) Bu resimde saydam bir kurbağanın kalbi ve ana kan damarlarını kapsayan iç organları görülmektedir. Kosta Rica'ya özgü bu kurbağa kapalı bir dolaşım sistemi kullanır. Bu aktif harekete için geliştirilmiş bir omurgalı uyumdur.

(3) Renklendirilmiş bir Purkinje hücresinin kompleks bir elektrokimyasal aktivite dalgası görülmektedir. Bu özelleşmiş nöron bir Gine domuzunun beyninden elde edilmiştir. renkler, hücredeki kalsiyum dağılımını göstermektedir. Sinir uyarıları kalsiyumun başlangıç konsantrasyonlarının yüksek olduğu (kırmızı) dentritik ağacın dış yüzeyinden, kalsiyumun konsantrasyonun düşük olduğu (mavi), hücre yapısına geçerler. Hücre içi ve hücreler arası iletişim, yaklaşık tüm hayvanların yanısıra az gelişmiş bir çok organizmanın bir özelliğidir.

(4) Tropikal bir kuştaki dekoratif görüntü, çiftleşmeyi cazip hale getirmek için, erkekler, dişilerin kalıtsal olarak uyum sağladıkları renkli objelere sahip, dikkatlice işlenmiş "yuvalar" yaparlar. İncelikle düzenlenmiş gösteri törenlerinde kullanılan bu objeler, yakın akraba türlerde bulunan renkli süslü elbiselerin yerini alır. Atlas renkli merasim kuşlarının zamanının büyük bir bölümünü mavi nesneleri toplayıp, göstermeye harcar.

Bölüm 26

BİTKİLER VE DİĞER OTOTROF-LAR TARAFINDAN BESİN ALINIMI VE İŞLENMESİ



em gereksinim duyulan organik molekülleri sentezleyebilme hem de solunumla enerjice zengin bileşikleri parçalayabilme yeteneği, yaklaşık tüm organizmaların ortama uyumları bakımından yaşamsal önem taşır. Bu işlemler, ortamdan iki temel tip molekülün kazanılmasını gerektirir: (1) daha önce sentezlenmiş yüksek enerjili bileşikler ya da bu bileşiklerin ve yeni organik moleküllerin sentezlenebildiği hammaddeler, (2) hücresel solunumda kullanılan oksijen. Bu ve bundan sonraki bölümde iki besleyici grubundan birincisinin alınımı ve işlenmesi incelenecektir.

Daha önce, organizmaların beslenme şekillerine göre iki sınıfa ayrılabileceklerini görmüştük. Tümüyle ***ototrofik*** olan organizmalar ortamlarından aldıkları inorganik ham maddelerden kendi organik bileşiklerini yapabildiklerinden, inorganik bir ortamda yaşayabilirler. Bu ham maddelerin molekülleri suda çözündüklerinde, hücre zarlarından geçebilecek küçüklüğe ve çözünürlüğe ulaştıklarından, ototrofik organizmaların bu besleyicileri hücrelerine almadan önce işleme tabii tutma ya da parçalama gereksinimleri yoktur. Az bir bölümü kemosentetik olsa bile, ototrofların çoğu fotosentetiktir. Fotosentez yapan bitkiler dünyadaki ototrofik organizmaların en önemlileridir.

Heterotrofik organizmalar (bakterilerin çoğu, mantarlar, protozoalar ve hayvanlar), basit inorganik besleyicilerden enerjice zengin organik bileşikleri üretemedikleri için ortamda daha önce üretilmiş

olan organik bileşikleri almaları gerekir. Ancak, doğada bulunan organik bileşiklerin bir çoğu, hücre zarlarından değişime uğratılmaksızın absorblanabilecek kadar küçük değildir. Bu nedenle, öncelikle daha küçük, daha kolay absorblanabilen moleküler birimlere parçalanmaları, yani sindirilmeleri gerekir. Daha sonra, bazı parçalanma ürünleri, diğer molekülleri, lipitler, proteinler ve nükleik asitler gibi organik makromoleküllere dönüştürmek ve yeniden biraraya getirmek için gerekli enerji kaynağı olarak kullanılabilir.

Şu halde, ototrofik ve heterotrofik organizmaların, hem besleyici gereksinimleri hem de besleyici alınımı ile ilgili sorunlar açısından farklılık gösterdikleri açıktır. Bu iki farklı organizma grubunun, maruz kaldıkları farklı seçilim baskılarına tepki olarak, temelden farklı uyumlar geliştirmiş olmaları sürpriz değildir. Fakat her bir grup içerisinde bile mevcut olan çok keskin diverjent uyumların yanı sıra, ilginç ve aydınlatıcı olan işleme ve alma stratejilerinde paralellikler vardır. Bu ve bundan sonraki bölümde bu iki büyük organizma grubu, ayrı ayrı ele alınsa bile, sırası geldiğinde, aralarındaki benzerlikler üzerinde durulacaktır.

YEŞİL BİTKİLERİN BESİN GEREKSİNİMLERİ

IV. bölümde gördüğümüz gibi, yaşam suda ortaya çıkmış ve sekiz alemden beşinin üyeleri büyük ölçüde sucul olarak kalmıştır. Hatta, bitkiler ve hayvanlar arasında suda yaşayan bir çok tür vardır. Özellikle bitkiler için, karalara geçişte mekanik destek sağlamak, su ve çözünmüş besin elementlerini topraktan yukarı taşımak ve narin yapılı zarlar su kaybetmeden gaz alışverişini etkilemek için, gelişmiş yeni sistemlerin evrimini gerektirmiştir. Bu bölümde, daha ziyade, gelişmiş kara bitkilerinin karmaşık fizyolojisi üzerinde duracağız.

FOTOSENTEZİN HAM MADDELERİ

Görmüş olduğumuz gibi, gelişmiş fotosentetik organizmalar, ışık, karbondioksit ve suya gereksinim gösterirler. Bu hammaddeler, organik molekülleri oluşturan karbon, oksijen ve hidrojen gibi ana elementlerin yanısıra, sentezle ilgili reaksiyonların sürmesi için gerekli enerjiyi sağlar.

Yüzyıllarca, bitkinin yapısını oluşturan yapısal maddenin topraktan geldiği varsayılmıştır. Sonradan, yaklaşık 1450'de, Alman kardinal Nicholas Cusa, bir bitkinin büyüme sırasında kazandığı ağırlık artışının topraktan değil, sudan geldiğini öne sürmüştür. Nicholas Cusa, eğer birisi, bir saksıya dikkatli bir şekilde tartılmış toprak koyduktan sonra içine bazı tohumlar ekmiş, tohumlar çimleninceye ve bitkiler büyüyüp ağırlaşıncaya kadar beklemiş, sonra da bitkileri keserek toprağı yeniden tartması halinde toprakta çok az bir ağırlık kaybı bulunacağından kuşku duymamaktaydı. Cusa, bu durum bitkilerin ağırlığının büyük bir bölümüne suyun katkı sağladığını kanıtlayabileceğini düşünmüştür. Kardinalin önerdiği bu denemeleri gerçekleştirip gerçekleştirmediğine ilişkin kanıt yoktur; onun zamanında denemeler yapılarak deneysel verilerin toplanması bugünkü kadar yaygın değildi.

Nicholas Cusa'nın önerdiği denemeler daha sonra Flaman bir fi-

zikçi olan Jan Baptista van Helmont tarafından gerçekleştirildi ve sonuçlar 1648'de yayınlandı. Van Helmont gerçekleştirdiği denemeyi aşağıdaki şekilde açıkladı:

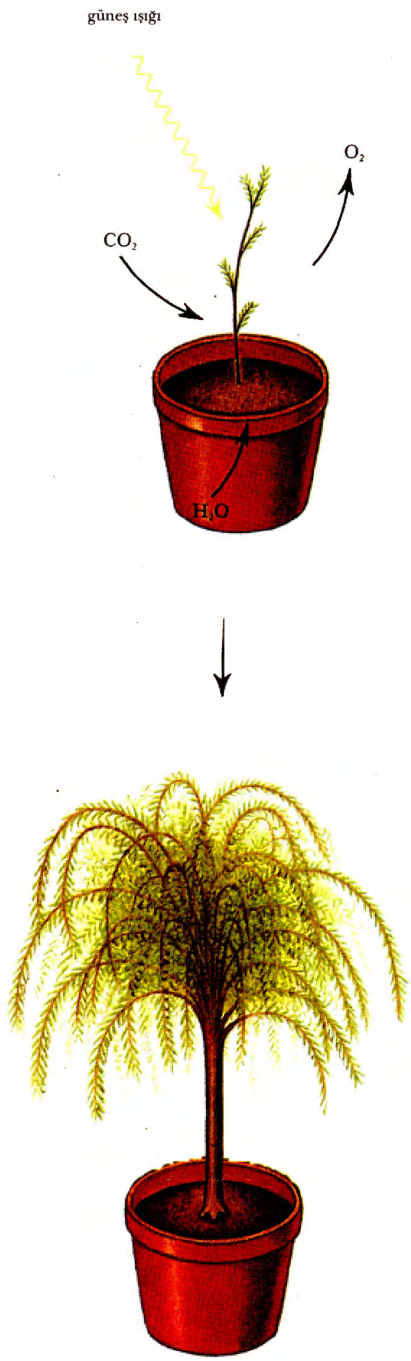
> ... Toprak bir kap aldım, içerisine bir fırında kurutulmuş topraktan 200 pound koydum; bunu yağmur suyu ile ıslattım ve içerisine 5 pound ağırlığında bir söğüt dalı diktim. Beş yılın sonunda, genç söğüt bitkisi 169 pound ve yaklaşık 3 ons geldi. Daha sonra, toprak kap sürekli olarak yalnızca yağmur suyu ya da arıtılmış su ile (gerektiğinde) sulandı; saksı yeterince büyük ve toprağa gömülüydü. Toprağa karışmış tozların uçmasını engellemek için saksının kenarları ince ve üzeri delikli bir demir levha ile kaplandı. Dört, mevsimi sonbahar boyunca düşen yaprakların ağırlığını hesaplamadım. Sonuç olarak, saksıdaki toprağı tekrar kuruttum ve yaklaşık 2 onsluk bir eksikle yaklaşık 200 pound olduğunu buldum. Bu nedenle, odun, kabuk ve kökün 164 poundu yalnızca sudan gelmekteydi[1].

Van Helmont, bir bitkinin yapısındaki maddenin büyük bir bölümünün topraktan gelmediğini açık bir biçimde göstermiş olmasına karşın, bu maddelerin, büyük oranda, havanın ağırlıksız ortamından gelmiş olabileceğini düşünmeye hazırlıklı değildi. Sonradan 1727'de bir İngiliz din adamı olan Stephen Hales bitkilerin besinlerinin en azından bir bölümünü havadan aldıklarını öne sürdü; fakat bu beslenmenin boyutu uzun bir süre anlaşılamadı. Ve ancak içinde yaşadığımız yüzyılda izotop izleme tekniklerinin geliştirilmesi ile CO_2 gazının, glukozu oluşturmak üzere, karbonun yanısıra oksijen katkısı da yaptığı gösterilebildi. Esasen iri cüsseli bir ağacın, hava gibi, bir ölçüde gözle görülmeyen bir nesneden oluşmuş olan inanılmaz görüntüsü yüzyıllar boyu ciddi araştırma konusu olmuştur.

Bununla birlikte, gerçekte, büyük bir ağacın toplam kuru ağırlığının (organik bileşiklerin ağırlığı) çok büyük bir yüzdesi karbonhidrat olup, geri kalanının çoğu da yine karbonhidrattan sentezlenmektedir. Canlılarda başlıca karbonhidrat olduğu varsayılan glukozun formülü, $C_6H_{12}O_6$'dır. Karbonun atom ağırlığı 12, hidrojeninki 1 ve oksijeninki 16'dır; sonuç olarak, glukozun moleküler ağırlığı 180 (gerçekte, izotoplar dikkate alındığında 180.162)'dir. Öyleyse, fotosentezde glukoza dönüştürülen tüm karbon ve oksijen havadaki karbondioksit'ten gelmektedir. Altı karbon ve sekiz oksijen atomunun toplam ağırlığı 168 olduğundan, ki bu glukozun toplam ağırlığının yaklaşık %93'ünü oluşturur, büyük ve ağır bir ağacın kuru ağırlığının yaklaşık %93'ü öncelikle havadan gelir (Şekil 26.1).

Glukozdaki hidrojen sudan gelir; hidrojen, glukozun ağırlığının

[1] Latince yazılmış orijinalinden çevrilmiştir.



26.1. Bitki kütlesinin ana kaynakları:
Bitkilerin kuru kütlesinin büyük bir bölümü orijinal olarak fotosentezle üretilen karbonhidratlardan (ya da onların türevlerinden) oluşur. Büyümekte olan bir fide, karbonhidratları sentezlemek için sudan ayrılan hidrojen ile karbondioksitin karbonunu ve oksijeni birleştirmek için ışık enerjisi kullanır; aktif olarak büyüyen bir bitkide, sudaki oksijen büyük ölçüde havaya verilir. Böylelikle, bir bitkinin kuru kütlesinin %90'ından fazlası atmosferden elde edilmektedir; geri kalan kısmı ise (hidrojene ek olarak, azot ve fosfor gibi önemli mineraller dahil) topraktan gelir.

kabaca yüzde 7'sini oluşturur. Bu nedenle; ağacın kuru ağırlığının yaklaşık yüzde 7'si öncelikle sudan gelir. Nitekim, fotosentezin gizemini aydınlatmak için modern çalışmalar, yeşil bitkilerden kuru ağırlığın büyük bir bölümünün, su ya da topraktan çok, havadan geldiğini kanıtlamıştır.

MİNERAL ALINIMI

Karbondioksit ve suyun, önemli olmalarına karşın, yeşil bir bitki, yalnızca bu ikisine gereksinim duymaz. Bu iki bileşik yalnızca üç element sağlar : karbon, hidrojen ve oksijen; halbuki, diğer elementlerin de bitki yapısına girdiğini biliyoruz (Tablo 26.1). Örneğin, hücrenin önemli bileşenleri olan proteinlerin yapı taşlarını oluşturan aminoasitlerde her zaman azot bulunur; çok önemli iki aminoasit ise kükürt içerir. Fosfor, ATP, nükleik asitlere ve kritik olan, diğer önemli bileşiklerde bulunur. Fotosentezde önemli bir işlev olan klorofil magnezyum içerir (bkz. Şekil 7.4, sayfa 192); elektron taşınımı için çok önemli olan sitokromlar, demir ve diğer metal iyonlarını içerirler. Yeşil bitki, gereksinim duyduğu azot, kükürt, fosfor, magnezyum, demir ve diğer elementleri nereden elde etmektedir? Bu kaynağın karbondioksit ya da su olmadığı açıktır. Burada, bitki besin elementlerinin bir kaynağı olarak toprağın rolü ortaya çıkmaktadır. Bitki, yaşamı için önemli olan mineralleri[2] topraktan alır. van Helmont'un denemesinde, toprakta meydana gelen o iki onsluk ağırlık kaybı, belki de onun bildiğinden daha önemliydi.

Ondokuzuncu yüzyılda, Avrupa'da, kültür bitkilerin mineral gereksinimlerinin belirlenmesine ve önemli mineral elementlerin topraktaki miktarlarının düzenlenmesine ilgi büyük olmuştur. 1900'e kadar bitki besin elementlerinin yedi'si biliniyordu: azot, kükürt, fosfor, potasyum, kalsiyum, magnezyum ve demir. Bunlardan üçü üzerinde -azot, fosfor ve potasyum- bugünki gibi, özellikle durulmuştur. Modern ticari gübreler genellikle içerdikleri N-P-K yüzdesine göre tasarlanırlar; örneğin, 5-10-15 olarak adlandırılan ve yaygın olarak kullanılan bahçe gübresi, ağırlığına göre %5 azot, %10 fosforik asit ve %5 çözünebilir potas (potasyumlu bir bileşik) içerir. Bu üçü, topraktan en hızlı kaldırılan elementlerdir; bu nedenle, kültür bitkileri gelişimlerini sürdürdükleri sürece, bu gübrelerin yenilenmesi büyük önem taşır. Modern gübrelere az miktarlarda gerekli diğer bazı elementler eklenmektedir.

Bitkilerin mineral gereksinimleriyle ilgili birçok önemli araştırmada, bilinen miktarda mineral eklenen saf suda yetiştirilen bitkiler kullanılmıştır. Bu su kültürü (hidroponik) tekniği, toprakta yetiştirilen bitkilerde sağlanması mümkün olmayan kontrolü ve kesin bir ölçüm yapılmasını olanaklaştırmıştır. Bununla birlikte, hidroponik araştırmalar başladıktan ancak 50 yıl sonra, yaklaşık 1920'lerde, önceden bilinen yedi elemente ek olarak diğer elementlerin de bitkiler için önemli olduğu anlaşılmıştır.

[2] "Mineral", doğal olarak bulunan inorganik maddeler için kullanılan bir terimdir. Bu terim, burada kullanıldığı gibi, inorganik iyonik yapıdaki bir elementi belirtir. Örneğin, potasyum ve azot, toprakta bir bitki için çoğunlukla potasyum nitrat ($K^+NO_3^-$) formunda yararlıdır.

Tablo 26.1. *Yüksek bitkiler için önemli mineraller*

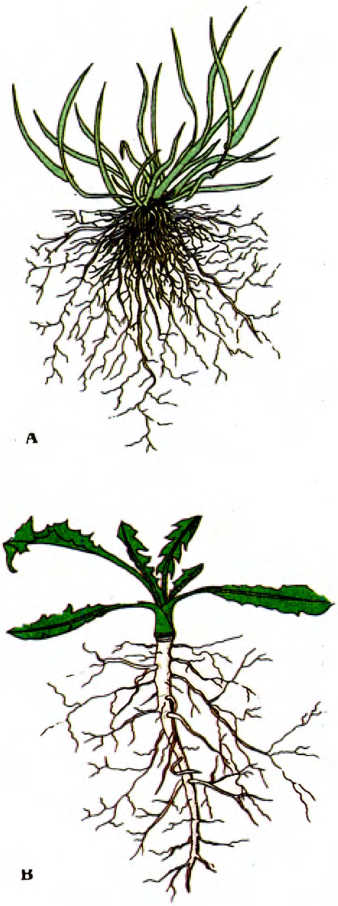
Element	*Bir metreküp mısırın büyümesi için gr. cinsinden gerekli yaklaşık miktar*	*İşlev*
MAKROELEMENTLER		
Azot (N)	21	Aminoasitlerin, bir çok hormonun ve koenzimlerin, vd.'lerinin yapısal elemanı
Fosfor (P)	5	Nükleik asitler, fosfolipitler, ATP, koenzimler, vd.'lerinin yapısal elemanı
Potasyum (K)	16	Hücrelerin iyonik dengesinde rol oynar; protein sentezi ve karbonhidrat metabolizmasına katılan enzimlerin kofaktörüdür.
Kükürt (S)	10	İki aminoasitin (sistein ve metionin) ve bazı vitaminlerin yapısal bileşeni
Mağnezyum (Mg)	7	Klorofilin yapısal elementi; karbonhidrat metabolizması, nükleik asit sentezi ve reaktantlar ile ATP'nin eşleşmesinde yer alan pek çok enzimin kofaktörü
Kalsiyum (Ca)	7	Membranların geçirgenliğini etkiler; orta lameldeki pektin tuzların bileşeni ve çeper oluşumu için gerekli; bazı enzimlerin aktivatörü
Demir (Fe)	0.3	Sitokromlara, peroksidazlara, katalazlara ve diğer enzimlere bağlanan demir-porfirinlerin yapısal bileşeni; klorofil sentezinde rol oynar.
MİKROELEMENTLER		
Mangan (Mn)	0.04	Hücre solunumu, fotosentez ve azot metabolizmasında görev alan bir çok enzimin kofaktörü.
Bor (B)	0.008	İşlevi bilinmemektedir; şekerin dönüşümünde rol oynadığı ve çeper oluşumunda kalsiyumun kullanımının gerekli olduğu düşünülmektedir
Klor (Cl)	0.008	Fotosentezde önemli bir rol oynar.
Çinko (Zn)	İz miktarda	Triptofanın sentezi için gerekli (bir öksin öncülü); bir çok dehidrogenaz enziminin aktivatörü; protein sentezinde bir rolü olabilir. DNA'ya bağlı bazı proteinlerde bulunmuştur.
Bakır (Cu)	İz miktarda	Kloroplastlarda elektron taşınımında önemli olan plastosiyaninin ve oksidatif reaksiyonları katalizleyen bir çok enzimin yapısal elemanıdır
Molibden (Mo)	İz miktarda	Nitratı nitrite indirgeyen enzimlerin yapısal bileşeni; azot fikse eden bakteriler tarafından N_2'nin fiksasyonu için önemli
Nikel (Ni)	İz miktarda	Bitkilerin azot kaynağı olarak üreyi kullanabilmelerine izin veren enzimin yapısal bileşeni

[a] Bir elementin önemli sayılabilmesi için üç ölçüte uygunluk göstermesi gerekir: (1) farklı bazı bitkilerde normal büyüme ve üreme için gerekli olması; (2) diğer elementlerle yer değiştirilemez olması (3) doğrudan işlev görmesi

Bu ek mineraller (mangan, bakır, klor, çinko, bor, molibden ve nikel) çok küçük miktarlarda gereklidir. Nitekim, yapılan ilk denemelerde kullanılan su ve tuzlara bulaşmış halde, iz miktarlarda bulunduklarında bile, bitkilerin gereksinimlerini karşılamışlardır. Bu maddelerin varlıkları, yalnızca ayrıntılı saflaştırma işlemleri ile kontrol edilebilmekte ve etkileri saptanabilmektedir. Çok küçük miktarlarda önemli olan; fakat aşırısı bazen toksik etki yapan bu tür elementler, günümüzde, iz elementler ya da mikrobesleyiciler olarak isimlendirilmektedir.

Şu anda bilinen önemli tüm besin elementlerinin, listesi, gereken nispi miktarları ve bilinen işlevleride Tablo 26.1, verilmiştir. Diğer dört element -vanadyum, selenyum, sodyum ve kobalt- üzerinde çalışmalar sürdürülmektedir.

İz elementlerin Tablo 26.1'de belirtilen işlevleri, onların neden çok az miktarlarda gerekli olduklarını açıklar. İzelementleri büyük bir bölümü enzimlerin ya da koenzimlerin bileşenidir. Enzimlerin, defalarca kullanılabileceklerini ve her birinin çok az miktarda yeterli olduğunu hatırlayacaksınız. Bu nedenle, başlangıçta, enzim ya da koenzimin sentezlenmesi ve enzim molekülleri yavaşça parçalandıkça, bunların yenilenmesi için yalnızca küçük bir miktarda mineral gereklidir.



26.2 İki ayrı kök sistemi
(A) Çimlerin saçak kök sistemi (bir monokotil). (B) Karahindibanın ana kökü

YEŞİL BİTKİLER TARAFINDAN BESİN ELEMENTLERİNİN ALINMASI

Yeşil bitkilerin üç grup besleyiciye gereksinim duyduklarını görmüştük: karbon dioksit, su ve mineraller. Karbon dioksit yapraklar tarafından absorbe edilir (ve ara sıra yeşil olan ve fotosentez yapabilen gövdeler tarafından). Bu gaz, havanın diğer bileşenleri ile birlikte, yaprağın iç boşluklarına epidermisteki stoma adı verilen açıklıklardan girer. Alınan hava, yaprağın iç kısmında, çok sayıdaki hücreler arası dolaşır (bkz. Şekil 28.4, s.797). Karbon dioksit, yaprak hücrelerinin yüzeyindeki su filminde çözündükten sonra fotosentezde hammadde olarak kullanılacağı hücrelere geçer. Hem fotosentezde hem de solunumda gaz alışverişi için yaprak yapısı ve adaptastyonlarının ayrıntıları Bölüm 28'de daha ayrıntılı tartışılacaktır.

Bu bölümde, daha çok, su ve minerallerin alınımı üzerinde durulacaktır. Algler gibi sucul bitkiler, bu besleyicilerin her ikisini ortamdan absorblarlar. Genellikle bu bitkiler özgünleşmiş alıcı organlara sahip olmadıklarından, besleyicileri tüm vücut yüzeyi ile absorblarlar. Diğer bitkiler üzerinde, çoğunlukla da büyük ağaçların dallarında büyüyen ve sucul olmayan bazı bitkiler, gereksinim duydukları besleyicilerin tümünü yapraklarıyla absorblarlar. İspanyol karayosunu (aslında bir karayosunu olmayıp gerçek bir çiçekli bitkidir) ve birçok orkide bu ***epifitler*** arasında sayılabilir. Mineralleri, normal olarak kökleriyle alan birçok bitki, yapraklarıyla da mineral absorblayabildiği gibi, yağmur suyunun süzücü etkisiyle yapraklardan mineralleri kaybedebilir. Fakat karasal yüksek bitkilerin çoğu, esas olarak, suyu ve mineralleri kökleriyle alır.

ALICI ORGANLAR OLARAK KÖKLER

Kök yapısı Genç fideler tarafından oluşturulan ilk kök ***primer kök*** olarak adlandırılır. Daha sonra, primer kökten **sekonder kökler** (lateral kökler olarak da adlandırılırlar) çıkar ve bir kök sistemi oluşur. Üçgül ve birçok çimdeki gibi, eğer dallanma sonucu, tek bir kökün

baskınlığı olmaksızın çok sayıda ince ve uzun bir kök sistemi oluşursa, bitkinin kök sistemine ***saçak kök*** denir (Şek. 26.2A). Bununla birlikte, eğer pirimer kök, ondan çıkan daha küçük lateral köklerle birlikte baskınlığını sürdürürse, bu düzenlenme ***ana kök sistemi*** olarak isimlendirilir. Karahindibalar, pancarlar ve havuçlar ana köklü bitkilerdir. Bu örneklerden de anlaşıldığı gibi, genellikle, ana kökler, fotosentez ürünlerinin depolanma organları olarak özelleşmişlerdir. Besin depo etme, tüm köklerin, özellikle de tüm ana köklerin bir işlevidir.

Köklerin işlevlerinin yalnızca su ve minerallerin alınması ve de yüksek enerjili bileşiklerin depo edilmesi olmadığı açıktır; aynı zamanda onlar, bitkinin substrata tutunmasını da sağlarlar. Substrat, genellikle topraktır. Ancak tırmanıcı asmalar, topraktaki normal kök sistemlerinin yanısıra, bitkinin, bir ağacın gövdesine ya da bir bina duvarı gibi dikey yüzeylere tutunmasını sağlayan ve gövdeden çıkan, kısa, özelleşmiş köklere sahiptirler. Asmaların havada gelişen bu kökleri ***adventif kök***lere örnek oluşturur. "Adventif" terimi, embriyo evresinden sonra kök sisteminin dışındaki bir yapıdan gelişen herhangi bir kökü belirtir. Mısır'ın destek kökleri de adventif köklerdendir; bu kökler gövdenin alt kısmından gelişirler (Şek. 26.3) ve toprağa girerek kök sisteminin önemli elemanlarını oluştururlar.



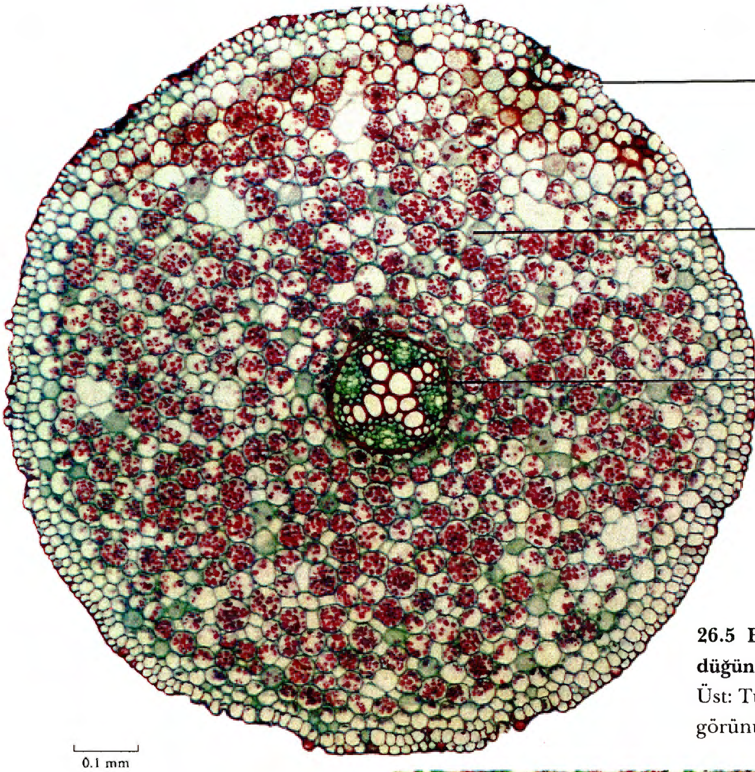
26.3 Mısırın destek kökleri
Bu kökler, gövdeden geliştiklerinden adventif kök olarak isimlendirilirler.

Normalde, bir bitkinin kök sistemi sanıldığından çok daha fazla gelişmiştir. Bir bitkiyi kök sisteminin yakınından bile köklediğimizde elimize pek fazla birşey gelmez. Çünkü daha küçük köklerin büyük bir bölümü toprakta parçalanarak kaybolacak kadar sıkıca toprağa gömülmüştür. Gelişmiş bir kök sistemi, bitkinin hem toprağa tutunması hem de yeterli absorblayıcı yüzey sağlaması açısından önemlidir. Dördüncü bölümün sonunda potansiyel hücre boyutu üzerindeki olası sınırlamaları tartışırken, yüzeyin hacime ve hacimin yüzeye oranıyla ilgili soruna değinmiştik; yani, bir hücre ya da bir organizma büyüdükçe, onun hacmi yüzey alanından çok daha hızlı artar. Bu nedenle, çok hücreli büyük bir organizma, özellikle, eğer absorbsiyonun çoğu kökler gibi vücudun sınırlı bir bölgesinde kısıtlanmışsa, ciddi bir sorunla karşılaşır; bitki, yeterince büyük olan hacminin desteklenebilmesi için gerekli tüm besleyicilerin girişine izin verecek büyüklükte bir absorblayıcı yüzeye gereksinim gösterir. Bir çok organizma, bu sorunu çözmek için basit olarak geniş ya da yayvan bir vücut şekli geliştirmiştir; böylelikle herbir hücrenin çevresi ile ya doğrudan temasta olması ya da en fazla bir ya da iki hücre uzaklıkta olması sağlanır. Örneğin, bu oluşum, esmer alglere, gerçek köklere ya da herhangi bir içsel taşıma sistemine gereksinim duyulmaksızın, yeterince besleyici absorblama olanağı sağlar. Diğer taraftan, karasal bitkilerin hemen hemen tümü, geniş olarak parçalanmış absorblayıcı yüzeyler geliştirmişlerdir. Bu, parçalanmış yüzeylerin toplam alanının absorblama yüzeyi, aynı hacimdeki parçalanmamış bir sistemin kinden daha büyüktür. Çok dallanmış tipik bir kök sistemi, bu tip adaptasyona örnek oluşturur; uzunluğu bir metreden daha az olan bir çavdar bitkisi, toplam uzunluğu 600 km.'den daha fazla olan, 14 milyon kökçüğe sahiptir.

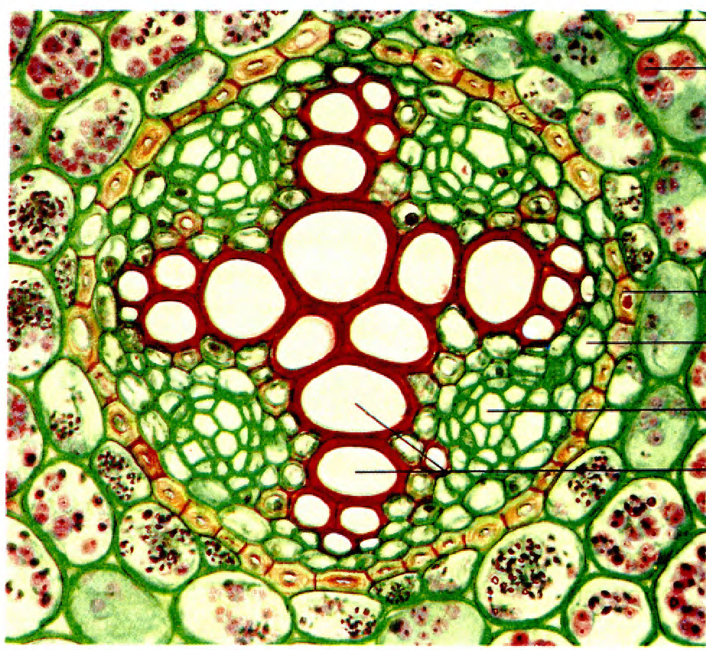


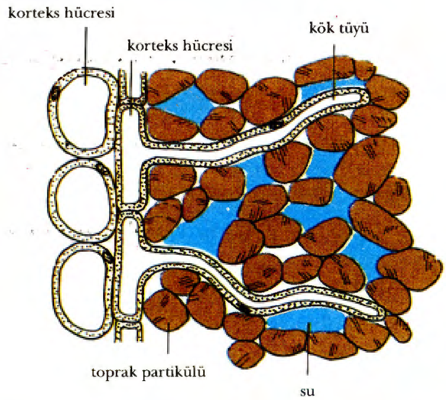
26.4 Belirgin olarak çok sayıda köke sahip bir turp fidesinin kökü

Kökler, absorbsiyon kapasitelerini arttıran diğer bir adaptasyonda geliştirmişlerdir. Her bir kökçüğün büyümekte olan ucunun hemen arkasında, genellikle epidermis hücrelerinden oluşan, ince, demet oluşturmuş tüysü uzantılara sahip bir bölge bulunur (Şek. 26.4).



26.5 Bir dikotil kökün enine kesiti: düğünçiçeği (*Ranunculus*)
Üst: Tüm kök. Alt: Stelenin büyütülmüş görünümü



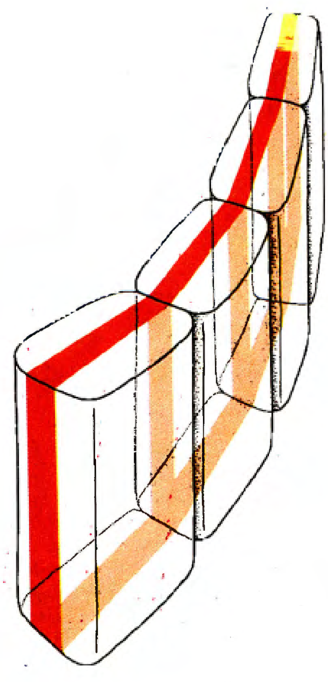


26.6 Toprağa giren kök tüyleri
Tek bir epidermis hücresinin bir uzantısı olan her bir kök tüyü, birçok toprak partikülü (kahverengi) ve hava ile bir miktar su içeren toprak boşluğu (mavi) ile temas halindedir.

Her bir kökçükteki bu kök tüyleri bölgesinin uzunluğu bazı türlerde bir santimetre ile bir metreden daha fazla olabilir. Su ve mineraller en fazla bu bölgede absorbelanırlar. Herhangi bir kökçükteki kök tüyü bölgesi çok uzun olmamasına karşın, çok sayıda kökçükteki kök tüylerinin sayısı çok geniş absorbsiyon yüzeyi sağlamaya yeterlidir. Örneğin, az önce sözü edilen çavdar bitkisi, toplam yüzey alanı 400 metre kareden daha fazla, 14 milyar gibi çok büyük bir sayıda kök tüyüne sahip olabilir.

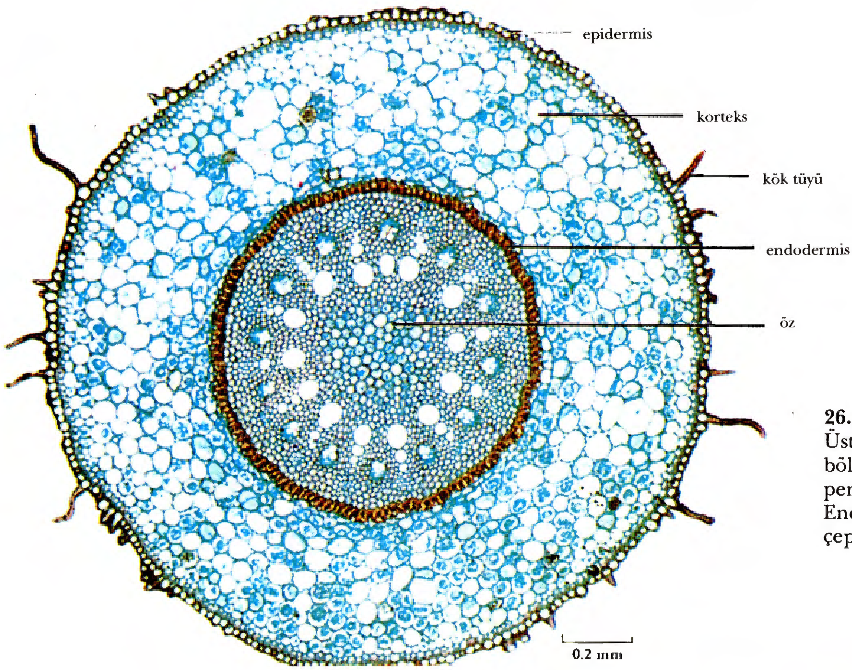
Eğer genç bir dikotil bitki kökünün enine kesiti incelenirse, onu oluşturan farklı doku tabakaları görülebilir (Şek. 26.5). (Bölüm 22'den hatırlanacağı gibi dikotiller ve monokotiller, çiçekli bitkilerin iki farklı alt grubu olup, birçok özellik yönünden farklılıklar gösterirler). Dikotillerin köklerinin en dış yüzeyinde bir hücre kalınlığında bir epidermis tabakası bulunur. Genç kökler, suyu emmek ve onu bitkinin diğer kısımlarına taşımak için sünger gibi iş gördüklerinden, genellikle bunlar, epidermiste suyun havaya difüzyonunun neden olabileceği bir kurumaya karşı etkili bir engele gereksinim duyarlar; köklerde, bitkinin toprak üstü kısımlarındaki mumsu bir kutikula bulunmaz. Bir kökçüğün büyümekte olan ucunun tam arkasındaki bölgede bulunan kök tüylerinin herbiri bir epidermis hücresinden meydana gelir (Şek. 26.6).

Epidermisin altındaki, çok sayıda hücreler arası boşluğa sahip, başlıca parankima hücrelerinden oluşan geniş bölgeye ***korteks*** denir. Bazen, epidermise bitişik olarak korteksin dış kısmında sklerankima hücreleri de bulunur. Genellikle korteks hücreleri bol miktarda nişasta depo ederler. Genç köklerde çok belirgin ve önemli olan korteks, hem korteksin hem de epidermisin yerini mantarsı bir periderm in aldığı yaşlı köklerde çoğunlukla indirgenmiş ya da tamamen kaybolmuştur.

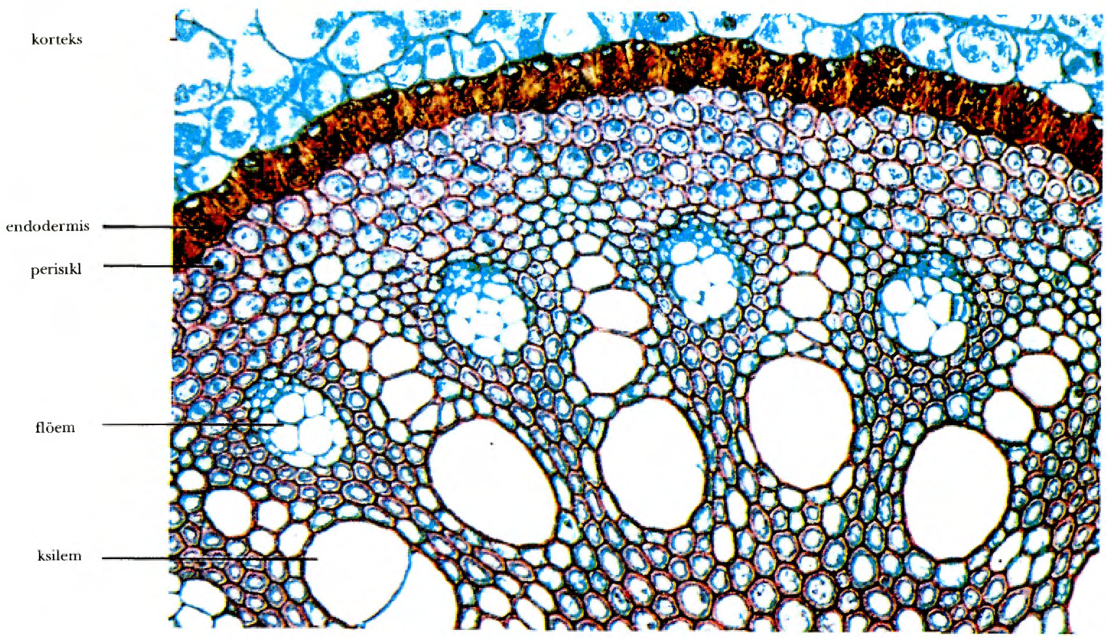


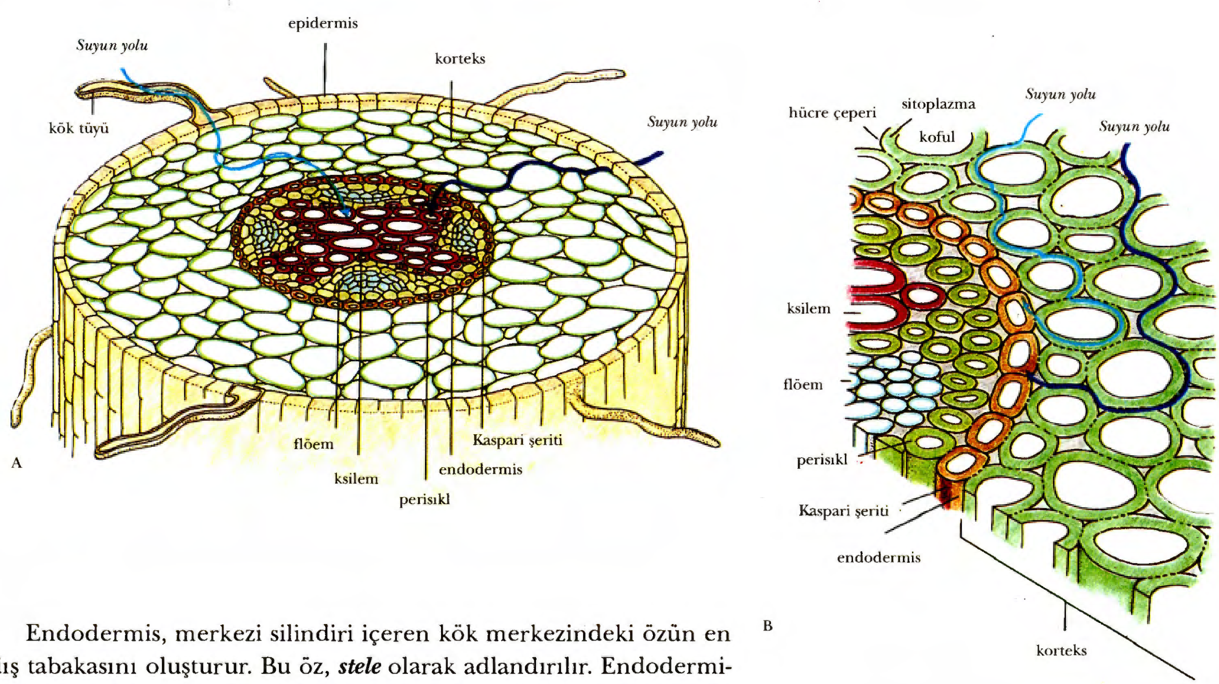
26.7 Kaspari şeritli endodermis hücreleri
(renkli) Her bir hücrenin ışınsal ve uç çeperlerinde bulunan kaspari şeridi geçirimsiz bir engel oluşturur.

Korteksin en iç tabakasını bir hücre kalınlığındaki endodermis oluşturur (Şek. 26.5.) Endodermisin en önemli özelliği kaspari şeridine sahip olmasıdır. Kaspari şeridi, endodermis hücrelerinin ışınsal ve uç çeperleri boyunca su geçirmez bir bant oluşturur (Şek. 26.7). Gelişmiş endodermis hücrelerinin çeperleri çoğunlukla kalın ve serttir. Bununla birlikte, bazı bitkilerde geçit hücreleri olarak adlandırılan bazı endodermis hücreleri kaspari şeridine sahip olsalar bile, nispeten ince çeperlerli olabilirler. Köklerde daima çok farklılaşmış bir endodermis bulunmasına karşın, gövdelerde düzenli olarak görülmez.



26.8 Monokotil kök'ünün enine kesiti: *Smilax*
Üst: Kökün tümü. Kaide stelenin büyütülmüş bölümü. Düğünçiçeğinin aksine bu kökün perisikli birkaç tabaka kalınlığındadır. Endodermiş tabakasındaki hücrelerin çok kalın çeperli olduğuna dikkat ediniz.



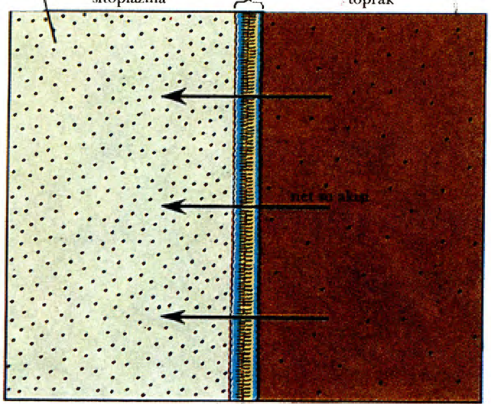


26.9 Suyun topraktan kökteki ksileme girişi
(A) Bir kökün enine kesiti. Suyun bir bölümü (açık mavi ok), özellikle kök tüyleriyle olmak üzere, peidermis hücreleri tarafından absorbe edilir ve plasmodezmler aracılığı ile osmoz ya da difüzyonla hücreden hücreye taşınır. Suyun büyük bir bölümü endodermise ulaşıncaya kadar hücre çeperi boyunca akar (koyu mavi ok)

Endodermis, merkezi silindiri içeren kök merkezindeki özün en dış tabakasını oluşturur. Bu öz, ***stele*** olarak adlandırılır. Endodermisin hemen altında, genellikle yalnızca bir hücre kalınlığında olan ve ince çeperli parankimatik hücrelerden oluşan bir tabaka bulunur. ***Perisıkl*** olarak adlandırılan bu tabakanın hücreleri meristematik işlev üstlenerek lateral ya da ikincil kökleri oluşturabilirler.

Dikotillerde endodermis ve perisiklin kuşattığı stelenin merkezi kısmı, ***ksilem*** = odunsu borular ve ***flöem*** = kalburlu borular adı verilen iki iletim dokusu tarafından doldurulur. Kalın çeperli ksilem hücreleri, genellikle haçsı ya da yıldızsı bir görünüm oluştururlar (Şek. 26.5). Flöem hücrelerinin oluşturduğu demetler ksilem kollarının arasında yerleşmiştir. Yani, ksilem ve flöem, stelenin bu bölümünde epidermis, korteks, endodermis ve perisıkl gibi iç içe geçmiş silindirler oluşturmayıp, yan yana dizilmişlerdir. İri cüsseli monokotil bitkilerin köklerinde stelenin merkezinde öz olarak adlandırılan parankimatik hücrelerden oluşmuş bir bölge bulunur (Şek. 26.8). Bu nedenle, ksilem, dikotiller için tipik olan yıldızsı bir görünüm oluşturmaz; ancak böyle köklerde bile, ksilem ve flöem demetleri yan yana dizilmişlerdir.

Besin elementlerenin absorbsiyonu Genel olarak, yağmur suyu, bitkilere, kapilar su olarak isimlendirilen ve toprak partiküllerini çevreleyen gevşek bir su filmi olarak yarayışlıdır. Kökler, özellikle de kök tüyleri, bu suyla temas halindedirler. Kökteki epidermisin kutikulası bulunmadığından, kapiler su, köklere kolaylıkla iki şekilde girebilir. Su, basit olarak, bir kök tüyünün zarını geçtikten sonra korteks içinde hücreden hücreye taşınabilir ve endodermisi geçerek kökün merkezi silindirine ulaşabilir. Hücreler arasındaki bu taşınım, kök tüyünün zarı geçildikten sonra diğer zarlar tarafından engellenmez. Çünkü, hatırlanacağı gibi, birbirine komşu bitki hücrelerinin stoplazmaları genellikle bir ***simplast*** oluştururlar. Simplast, plazmodezmata ile hücrelerin içeriklerinin birbirine bağlanmasıyla oluşan bir topluluktur. Simplast bağlantıları Şekil 26.9'da açık mavi oklarla gösterilmiştir.



26.10 Bitki membranlarında su potansiyeli
Su potansiyeli, seçici geçirgen bir zar tarafından yaratılan ve suyun akışını sağlayan bir basınçtır.

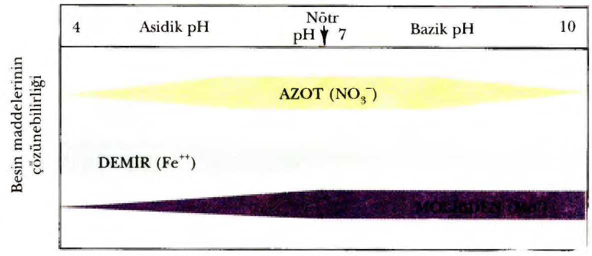
Suyun diğer giriş yolu (ve olasılıkla daha önemlisi) ***apoplasttır.*** Apoplast, korteks'e kadar uzanan, hücre çeperleri ve hücreler arası boşlukların oluşturduğu bir ağdır (Şekil 26.9.'da koyu mavi çizgilerle gösterilmiştir). Kaspari şeridi suyun apoplastta daha fazla ilerlemesini önler. Bu nedenle suyun endodermis tabakasındaki bir hücrenin zarından geçmesi gerekir.

Suyun, kökün öz bölgesine simplast ya da apoplast ile ulaşmasına bakılmaksızın, bir bitki hücresinin zarını geçebilmesi için bazı noktalarda teşvik edilmesi gerekir. Bunun, basit olarak, ozmozis ile nasıl gerçekleştiğini görebiliriz: 4. bölümde gördüğümüz gibi, su, eriyik konsantrasyonu düşük olan bölgelerden, eriyik konsantrasyonu yüksek olan bölgelere akar. Sitoplazma çok yüksek konsantrasyonlarda iyonlar, şekerler ve diğer hidrofilik organik moleküllerden oluşan çözünmüş maddeleri içerir. Bu nedenle, su, köklere girme eğilimindedir.

Bitki bilimcileri, suyun hareketine su potansiyeli açısından bakmayı yeğlerler, yani, zar'ın karşılıklı iki tarafında suyun potansiyel enerjisini karşılaştırırlar. Bu açıdan, içerdiği eriyik miktarı yüksek olan suyun potansiyeldi, daha fazla eriyik içeren sudan daha yüksektir. Dolayısıyla su, yüksek potansiyeli olan bölgelerden düşük potansiyelli bölgelere akar (Şekil 26.10). Suyun hareketi ile ilgili bu bakış açısı, nispi ozmotik konsantrasyonun dışındaki etmenlerin çoğunlukla önemli olması nedeniyle, özellikle bitkiler için uygundur. Özelde, bitkiler sert bir hücre çeperine sahip olduklarından, hücredeki basınç (*turgor basıncı* olarak adlandırılır) sıfırlık bir su potansiyeli üretecek şekilde, ozmotik basınç farkını tam dengeleyen bir potansiyel enerji yaratmadan önce yalnızca sınırlı miktarda su alarlar. İleride görüleceği gibi, köklerden net bir su girişinin sürdürülmesi bitkiler açısından, önemli olduğundan, köklerde sıfır ya da negatif su potansiyeli oluşumunun önlenmesine yardımcı olan mekanizmalar geliştirilmiştir.

Suyun, epidermis hücresine girdikten sonra, gerekli olduğu yerlere, genellikle de bitkinin yapraklarına ve büyümekte olan kısımlarına ulaştırılması gerekir. Bitkiler, her zaman kökün dış kısmından ksileme yöneldikçe daha düşük bir su potansiyeline sahip olduklarından bu yavaş, ancak otomatik olarak ortaya çıkar. Bu potansiyel iki şekilde oluşturulur. Suyun yaprak hücrelerinden buharlaşmayla kaybı, yapraklardaki su potansiyelinin çok düşüren baskın etmendir; başka bir deyişle, yapraklara turgor basıncı düşmüş, ozmotik konsantrasyon çok artmıştır. Bunun sonucunda, suyu köklerden aynı şekilde alınmasına sağlayan, iletim sistemindeki su potansiyeli düşürülerek su, ksilemden yukarı çekilir. Nadiren evaporasyon hızı düşük olduğunda (örneğin gökyüzü bulutlu ya da karanlık iken hava soğuk ve nemli olduğunda), moleküler pompalar iyonları ksileme taşıyarak onun su potansiyelini düşürürler (önemli bir metabolik maliyeti olsa bile). Bu strateji, toprak nispeten kuru ve dolayısıyla düşük bir su potansiyeline sahip olduğu durumlarda da yardımcı olabilir.

Bitkilerin, yapraklardan köklere, uygun bir su potansiyeli gradiyentini nasıl koruduklarını görmüş bulunuyoruz; şimdi besin elementlerini su ile nasıl alındıklarını ve köklerin besin elementi alınımını nasıl düzenlediklerini görelim. Bitkiler mineralleri, genellikle iyonik yapıda alırlar: azot; nitrat (NO^-_3) ya da amonyum (NH^+_4)



26.11 pH'nın fonksiyonu olarak üç mineral besin besin elemanının çözünürlüğü
Her bir bantın farklı genişlikte olması, minerallerin çözünürlüğünün 4-10 arasında değiştiğini göstermektedir. En fazla çözünebilir olan azot (NO_3^-)tür; dolayısıyla bitkilere nötr pH'larda en yararlıdır. Demir, asidik koşullarda, molibden ise bazik koşullarda en fazla çözünebilir. Diğer minerallerin kendilerine özgü çözünebilirlik özellikleri vardır. Toprak, minerallerin tümünün bitkiye yararlı olabileceği pH aralıklarına sahip olamayacağından, çifçilerin ve bahçıvanların yetiştirmek istedikleri bitkilerin besin gereksinimine göre toprağın pH'sını ayaralamaları gerekir.

iyonları; fosfor; dihidrojen fosfat ($H_2PO^-_4$) ya da monodihrojen fosfat (HPO^-_4) iyonları; kükürt; sülfat iyonları (SO^-_4); potasyum, kalsiyum, magnezyum ve demir ise bu minerallerin basit iyonları (K^+, Ca^{++}, Mg^{++} ve Fe^{++} ya da Fe^{+++}) şeklinde absorbe edilir.

Bitkilerin absorbe edebilecekleri iyonlar toprak suyu çözeltisinde bulunurlar. Bunların konsantrasyonları, toprağın verimliliğine, asitliliğine ve diğer etmenlere bağlı olarak değişiklik gösterir. Toprak mineralleri, çözeltide bulunmayıp iyonik bağlarla toprak partiküllerine bağlı olduklarında bitkiler için yararlı değillerdir. Bağlı olan bu minerallerin daha serbest hale geçirilerek kökler tarafından absorbe edilebilmesini sağlamak için, tarım yapılan toprakların asitliliği sıklıkla değiştirilir. Örneğin, pH'ın yükseltmek için çok asidik toprağa kireç ilavesi, fosfor, potasyum ve molibdenin yarayışlılığını arttırabilir; ancak aşırı kireç, yarayışlı demir, bakır, mangan ve çinkoyu azaltabilir (Şekil. 26.11).

Her bir mineralin kökler tarafından absorbsiyon hızı, suyun ve diğer minerallerin absorbsiyon hızlarından büyük ölçüde bağımsızdır. Herbir besleyici, onun kök içindeki ve dışındaki konsantrasyonu, iyon kanallarından hücre zarlarına pasif olarak geçebilme kolaylığı ve taşıyıcı molekül miktarı gibi etmenlerin belirlediği bir hızda köke girer. Konsantrasyon gradienti bitkinin içine girişi kolaylaştırdığında, absorbsiyon hızı, tek başına pasif difüzyonla alınandan daha büyüktür. Burada, kolaylaştırılmış bir difüzyon söz konusudur. Bununla birlikte, bitkiler, sıklıkla kök hücreleri içindeki konsantrasyonları toprak çözeltisindeki konsantrasyonlardan daha fazla olan mineralleri alırlar. Eğer bu alma işlemi yalnızca basit difüzyonla gerçekleşseydi bunun olmaması gerekirdi. Burada aktif bir taşınımın rölü olduğu açıktır; bitki, varlığını sürdürebilmek için gerekli mineral besleyicilerin alınmasında enerji harcar. Bu kitabın tümünde görüleceği gibi, bitki ya da hayvan olsun, maddeler, canlı hücrelerin zarlarında madde geçişinde aktif taşınım organizmaların çoğunda bir istisna değil, genel bir kural olarak ortaya çıkar.

Kök hücrelerinde minerallerin yüksek konsantrasyonlarda birikmelerini önleyen iki etmen, bu maddelerin en hızlı şekilde köklere girişine yardımcı olur: bir mineral köke girdikten sonra oradan uzaklaştırılarak bitkinin diğer bazı kısımlarına taşınabilir; ayrıca, hızla farklı bir bileşiğin sentezinde kullanılabilir. Örneğin, nitrat halinde absorbe edilen azot hızla indirgenerek amino asitler ve amidler gibi azotça zengin bileşiklerin yapımında kullanılır. Bu bileşikler daha sonra taşınırlar ve biriktirirlirler. Birikimin çoğu kofullarda gerçekleşir. Burada azotlu bileşiklerin konsantrasyonu, genellikle sitoplazmanınkindeha fazladır. Bu, koful zarı ya da tonoplastın, bileşiklerin



26.12 Nodülleri olan bir baklagil (bezelyenin köklerinin görünümü



26.13 Baklagillerde azot fiksasyonunu arttırmak için bakterilerin kullanımı
Afrika'da, baklagil tohumları, bitkilerin azot fiksasyonu kapasitelerini arttırmak için *Rhizobium* bakterileri ile inoküle edilmektedirler (aşılanmaktadır). Bu deneme parselinde inoküle olmuş bitkiler yeşil, inoküle olmamış bitkiler ise (azot eksikliği gösterenler) sarıdır.

vakuol'e girişine izin verdiklerini, ancak oradan çıkışlarını önleyerek seçicilik gösterdiklerini açıkça göstermektedir.

Kök sistemleri yeterli olsa bile, dışardan yardım almaksızın, bitkilerin yaşamlarını sürdüremeyecekleri birçok toprak bulunmaktadır. Bunun nedeni ya uygun besin elementlerinin bulunmayışı ya da besin elementlerinin bitkiler tarafından alınabilecek yapıda olmamalarıdır. Bununla birlikte, daha önce belirtmiş olduğumuz gibi, bazen mantarlar ve bitki kökleri mikoriza olarak bilinen birlikler oluştururlar. Bunlar bitkilerin mineral alınımını büyük ölçüde kolaylaştırabilirler. Bazıları toprak yüzeyinde şapkalı mantarlar olarak ortaya çıkan mantarlar, aslında konukçullarının kök hücrelerine girerek besleyicileri doğrudan içeriye alırlar. Bu nedenle, bu ilişki, karşılıklı olarak avantaj sağlayıcı ya da mutualistiktir.

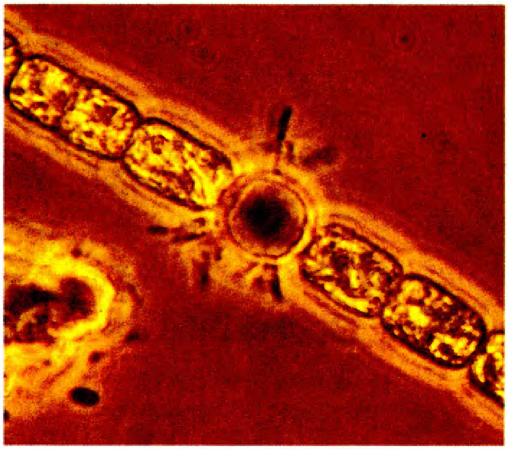
AZOT FİKSASYONU

Bitki kökleri ve diğer organizmalar arasında yaygın olarak bilinen diğer bir mutualistik ilişki daha vardır. Tablo 26.1.'de de gösterteceği gibi, azot bitkiler için önemli bir mineraldir. Azot atmosferde bol olarak bulunur: hava yaklaşık %78 azot, %21 oksijen ve %0.03 karbon dioksitten oluşur. Havadaki konsantrasyonu nispeten az olan karbon dioksiti inanılmaz bir biçimde başarılı kullanan bitkiler, çok daha bol bulunan atmosferik azotu alabilme yeteneği hiçbir zaman, geliştirememişlerdir. Bunun yerine, bitkilerin çoğu, topraktan absorbe edilen azotlu bileşiklere bağımlıdırlar. Toprak azotça fakir olduğunda, çiftçilerin iyi ürün alabilmek için azot gübrelemesi yapmaları gerekir.

Baklagillerden (acı bakla, bezelye, yer fıstığı ve yoncayı kapsayan) oluşan bir bitki grubu, *Rhizobium* cinsine ait bakterilerle mutualistik birlik oluşturarak toprak azotuna bağımlılıkta kurtulmuştur. Bitki kökleri üzerindeki nodüllerde (Şek. 26.12) yaşamını sürdüren bu bakteriler, moleküler azotun üçlü bağını koparabilme ve azotu amonyak (NH_3) halinde yakalama ("fikse etme") yeteneğinde olan kuvvetli enzimlere sahiptir. Ana enzim olan nitrogenaz oldukça karmaşıktır; bu enzim, 28 demir ve 2 molibdenden olmak üzere, 30 metal iyonunu bağlayan iki alt birimden oluşmuştur. Oksijen bu kompleksi parçalar. Azot fiksasyonunun gerçek reaksiyonu aşağıdaki gibi özetlenebilir:

$$N_2 + 3H_2 \rightarrow 2N + 3H_2 \rightarrow 2NH_3 \qquad (\Delta G = 147 \text{ kcal/mol})$$

Bu, çok fazla endergonik olan reaksiyon, yalnızca aneorobik koşullarda gerçekleşebildiğinden, bitkiler gibi oksijen üreten fotosentetik organizmaların çoğu azotu doğrudan fikse edemezler. Hatta *Rhizobium* bile tümüyle aneorobik değildir; bu bakteri, metabolizmasındaki bir basamak için oksijene gereksinim duyar. Oksijen sorununun çözümleme biçimi, bakteri ve konukçulu olan baklagilin birlikte nasıl evrindiklerini açıklar: baklagil, azot fikse eden bakterinin enzimlerinin çevresindeki oksijeni bağlayan leghemoglobin isimli bir protein oluşturur. Böylece, aneorobik koşullar yaklaşık olarak sağlanmış olur. Daha sonra aynı protein, oksijene gereksinim duyan bakteri enzimine oksijen temin eder. Fikse edilen azotun çoğu, bakterilerden bu şekilde yararlanamayan bitkilere göre çok daha iyi büyüyen baklagilere verilir (Şekil. 26.13); buna karşılık, baklagil de bakteriye fotosentezle ürettiği şekerlerden verir. Bu mutualistik ilişki modern


A


B

26.14 Azot fikse eden siyanobakteriler
Siyanobakterilerin bazı türleri, fotosentez yapan hücrelerden ve heterosist olarak bilinen azot fikse eden bir bölmeden oluşan zincirler oluşturur (A). Bu tür zincirler tek bir hücre olarak başlarlar. Planktonik siyanobakteriler, fotosentez yapan hücreler ve heterosist arasındaki ürünleri paylaşarak yarar sağlar. Heterosistler anerobik olarak amonyak oluşturmak için moleküler azottaki bağları metabolize eder. Daha sonra amonyak, amino asitleri ve proteinleri üretmek için kullanılır. Fotosentez yapan hücreler ise, heterosistlerin enerji kaynağı olarak kullanacakları şekerleri üretir. Bazı siyanobakter türlerinde azot fiksasyonu, aktif heterosistin çevresinde toplanan ve ondan sızan fazla amino asitleri sindiren diğer bakteriler tarafından dolaylı olarak arttırılır (B). Bu ilişki, yararlı mutualistik ilişki olarak görünmektedir. Amino asitlerin "geri döndürülmesinde", bu bakteriler heterosistin hemen çevresindeki oksijen konsantrasyonunu azaltarak heterosistin azot bağlama yetkinliğini arttırır.

tarımda kullanılmaktadır. Azalan azot'un yenilenmesi için, üçgül ve yonca gibi baklagiller diğer kültür bitkileri ile dönüşümlü olarak ekilirler ve daha sonra sürülerek toprağa karıştırılırlar. Az verimli topraklarda, soya fasulyesi ve yer fıstığı gibi baklagiller yetiştirilmektedir.

Bazı bakteri grupları, hem azotu hem de karbonu kendileri fikse ederler; fakat iki işlem birbiriyle bağlantılı değildir. Bir çoğunda, karbon fiksasyonu yan ürün olarak oksijenin üretilmediği devirsel fotofosforilasyon ile gerçekleştirilir. Kendi kendine yeterli azotu fikse edici bakterilerin çoğu, volkanik kaplıcalardan çıplak kayalara kadar, hemen hemen, tüm habitatlarda yaşayabilen belirli bazı siyanobakterilerdir. Bazı siyanobakteriler azotu fikse edebilirler ve verimliliği yüksek, oksijen üreten, devirsel olmayan fotofosforilasyonu gerçekleştirebilirler. Kimyasal olarak birbirine uymayan bu iki işlemle gerçekleştirilen bir strateji, azot fiksasyon sisteminin, heterosist (Şekl. 26.14) olarak bilinen ayrı (anerobik) bölmelerde esterleştirilmesini kapsar. Diğer sistemler, gündüzleri devirsel olmayan fotosetez, geceleri ise azot fiksasyonu yaparak gerekli kimyasal ayrımı, mekansaldan çok, zamansal olarak başarırlar. Bu stratejiler çok başarılı olup, okyanuslardaki fotosentetik planktonların %80'i (atmosferdeki oksijenin büyük bir bölümünü ve denizsel organizmaların tüm besinini sağlayan) azot fikse edici aerobik, siyanobakterilerden oluşmaktadır. Uygulamalı modern biyolojinin en önemli amaçlarından biri, atmosferik azotu kendileri fikse edebilen kültür bitkilerinin geliştirilmesinde genetik mühendisliği tekniklerinin kullanılmasıdır.

KARNİVOR YEŞİL BİTKİLER

Fotosentez yapan bazı bitkiler, inorganik besinlerini organik bileşiklerle takviye ederler. Bunu, bakterileri, böcekleri ve diğer küçük organizmaları yakaladıktan sonra parçalayarak gerçekleştirirler. Bu tür bitkiler, herhangi bir avı yakalamaksızın yaşamlarını sürdürebildiklerinden, gerçek ototrofturlar. Bununla birlikte, avlarını yakalayarak elde ettikleri besinler, daha hızlı büyümelerini teşvik eder. Örneğin, besince fakir göllerde, derinde yaşayan algler, bakterileri yakalayarak ve parçalayarak düşük ışık ışık şiddeti'nin eksikliğini giderirler. Bu algler, kamçılarını kullanarak bir su akıntısı yaratırlar. Bu su akıntısı, prokaryotik canlılar olan bakterileri çukur olan bir yakalama bölgesine çeker. Saatte 30-40 bakteri tüketebilen tipik bir alg hücresi, içer-



26.15 New York'un dışında, böcek kapan yaprakları ibrik şeklini almış *Sarracenia purpurea*
Yaprağın içinde bir kaç adet meyvesineği yakalanmıştır.

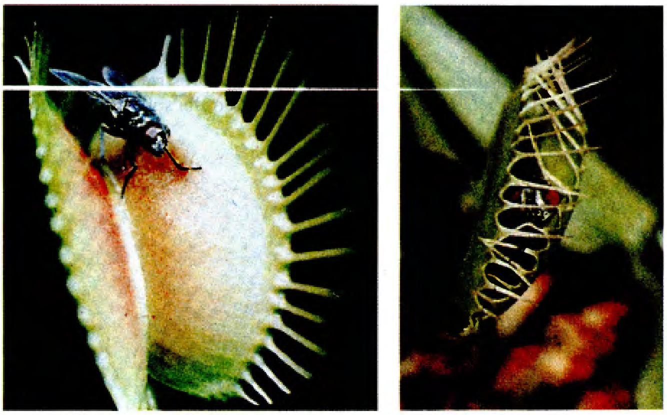
diği karbonun yarısından fazlasını bu yolla elde edebilir. Bir havuzdaki "karnivor" algler, çoğunlukla, "otla beslenen" diğer tüm bakterilerin tükettiklerinin toplamından çok daha fazla bakteri tüketirler.

Özellikle asidik bataklıklar ve ağır volkanik killer gibi, çoğunlukla fakir topraklarda büyüyen ve gelişmiş bir kök sistemine sahip olmayan böcekçil bitkiler için, hayvanların yapısında bulunan azotlu bileşikler karbona dayalı besinlerden daha yararlıdır. Bu bitkilerde avın yakalaması için geliştirilmiş uyumları ilginç olup, üzerinde durulmaya değer bir konudur.

Yaprakları ibrik şeklinde olan bitkiler (Şekl. 26.15), içi kısmen suyla dolu olan, tüpsü ya da kese şeklinde değişime uğramış yapraklara sahiptir. Yaprağın ucu, yaprağın açık ağzını kısmen kapatan bir başlık oluşturmak üzere fazladan değişim geçirmiştir. Kesenin içine düşen böceklerin tırmanarak dışarıya çıkışları, çok sayıda, sert ve aşağı doğru yönelmiş tüyler tarafından önlenir. Yakalanan böceklerin proteinleri, suya salgılanan enzimler tarafından parçalandıktan sonra parçalanma ürünleri yaprağın iç yüzeyleri tarafından absorbe edilir.

Dionaea muscipula'nın yaprağı, aralarında bir orta damar olan iki loptan oluşmuştur. Her bir lobun kenarında uzun sert bir diş bulunur. Herhangi bir böcek, yaprak yüzeyindeki küçük, duyarlı tüylere dokununca, loplar süratle şekillerini değiştirirler ve dişlerin kapanmasıyla birleşirler (Bitki yalnızca aynı anda iki tüyü eş zamanlı uyarıldığında tepki göstererek kazayla oluşan bir tepkiye karşı da duyarlıdır). Tepki gösteren tüylerin uyarılmaları sonucu, daha çok bir sinir uyarısına benzeyen bir sinyal oluşur. Bu, iki saniye içerisinde, hücredeki kullanılabilir ATP'nin yaklaşık %30'unun tüketilerek iyonların hücre zarından hızlı bir şekilde pompalanmasını başlatır. Oluşan pH değişimi de, hücreler arası alanlardan tuzağın kaidesindeki hücrelere hızlı bir su akışını başlatır ve bunun sonucu hızla genişleyen yaprak kurbanın üzerine kapanır. Yakalanan hayvan, daha sonra yaprak yüzeyindeki bezlerden salgılanan enzimlerle yavaş parçalanır ve oluşan amino asitler absorbe edilirler.

Drosera (Şek. 26.17)'nin yaprakları, karnivor etkenlikte ilişkili diğer bir modifikasyon örneği oluşturur. Bu bitkiler, herbiri uç kısımlarında bir beze sahip olan tüysü bir dokunaça sahiptirler. Bu bez, bitkinin kokusunun çekiciliğine kapılan küçük böceklerin yakalanmasını sağlayan yapışkan bir sıvı salgılar. Yakalanan bir böceğin oluşturduğu uyarı, bitişikteki dokunaçların hayvanın üzerinde kıvrılmasına neden olur. Bu hayvanı daha fazla şaşırtır. Yaprakları ibriğe ben-



26.16 North Carolina'dan Venüs sinek kapanının (*Dionaea muscipula*) yaprağı
Sol: Sineğin ayağının biri, yaprak yüzeyindeki bir tüye dokunmuş halde.
Sağ: Yaprağın iki yarısı hızla hareket ederek kenarlardaki dişlerini birleştirmiş ve böylece sineği yakalamıştır.

zeyen *Sarracenia purpurea* ve *Dionaea muscipula*'da olduğu gibi, böceğin proteinleri enzimler tarafından parçalanır ve daha sonra amino asitler absorbe edilirler.

Bitkiler, büyümeleri için gereksinim duydukları hammaddeleri ortamdan alabilmek için bir dizi yöntem geliştirmişlerdir. Bitkiler aleminde, uzunlukları yüzlerce kilometreyi bulan köklerin oluşturulmasının yanısıra, mutualizm, azot fiksasyonu ve karnivor beslenme gibi adaptasyonlar ve stratejilere de rastlanmaktadır. En azından, biyologların kimyasal reaksiyonlar, hücre yapısı, solunum ve fotosentez gibi yaşam sağlayıcı işlevler gibi konulardaki bilgilerinin sentezinin organizmaların gerçekte nasıl çalıştıkları konusunun daha iyi sağladığını görmeye başlayabiliriz.



26.17 New Jersey'in çorak arazilerinde yetişen güneş gülü *(Drosera intermedia)* yaprağı
Bir küçükhanım böceği, bezli tüylerin uçlarında akışkan sıvıda yakalanmıştır.

ÇALIŞMA SORULARI

1. Kahverengi algler, bu bitkilerin, sudaki besleyicilerle temaslarının maksimuma çıkmasını sağlayan ince yapraklara sahiptirler. Besinlerin büyük bir bölümünü kökleriyle sağlasalar bile, karasal bitkiler de ince yapraklara (bunlar alglerinkinden birkaç kat daha kalın olsalar da) sahiptirler. İnce yapraklı oluşun nedenleri neler olabilir? (s. 746)
2. Ağaçların köpekler üzerine idrarlarını yapmadıkları açıktır. Niçin? Bitkilerin kendilerini koruma gereksinimi duydukları herhangi bir atık ürün var mıdır? Eğer varsa bitkiler onu nasıl düzenlemektedirler? (s. 754)
3. Bitki evriminde belirgin evrimsel eğilimlerden biri boyut artışıdır. Büyük boyutlu olmanın maliyeti ve yararları nelerdir?
4. Bir ağacın kütlesinin büyük bir bölümünün niçin ölü olduğunu varsayarsınız?
5. Suyun dışa çıkışının yarattığı tehlikelerden biri, sıcaklığın tamponlanmasındaki eksikliktir: hava sıcaklıkları ile karşılaştırıldığında, su sıcaklıkları az ve yavaş bir şekilde değişiklik gösterir. Karasal bitkilerin içsel sıcaklığı normalleştirmek için suyu (köklerle alınmış) kullanabildiği belirgin bir yöntem var mıdır?
6. Karasal bir bitkinin yaşamında su başka hangi role sahiptir? Yani, toprak kuruduğunda, bunun üstesinden gelebilmek için hangi işlemlerin yapılması gerekir?

BÖLÜM İLE İLGİLİ KAVRAMLAR

* Ototrofik ya da hetertrofik organizmalar
* Fotosentezin temel kimyası; Karbonhidratların üretimi
* Makroelementler; bitki kimyasındaki rolleri
  - Azot
  - Fosfor
  - Kükürt
  - Magnezyum
  - Potasyum
  - Kalsiyum
  - Demir
* Mikroelementler; enzim kofaktörleri olarak rolleri
* Kökler
  - Anatomi
* Su alınımı mekanizmaları
  - Su potansiyeli
  - Buharlaşma
  - İyon taşınımı
  - Simplast ya da apoplast girişleri
* Azot Alınımı
  - Azotun elde edilmesi
  - Fikse edilmiş ya da fikse edilmemiş azot
  - Toprak
  - Mutualistik bakteriler
  - Azot fiksasyonu için bakteri stratejileri
  - Karnivor bitkiler

ÖNERİLEN KAYNAKLAR

DENISON, W. C., 1973. Life in tall trees, *Scientific American* 228 (6). *On the interaction between lichens and the trees on which they live.*

*EPSTEIN, E., 1973. Roots, *Scientific American* 228 (5). (Offprint 1271) *The mechanisms by which roots take up nutrients from the soil.*

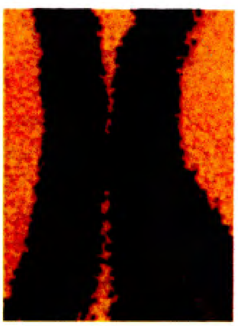
GALSTON, A. W., P. J. DAVIES, and R. K. SLATER, 19 0. *The Life of the Green Plants*, 3rd ed. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, N.J. *Good short book on plant physiology.**

HESLOP-HARRISON, Y., 1978. Carnivorous plants, *Scientific American* 238 (2). (Offprint 1382)

*Available in paperback.

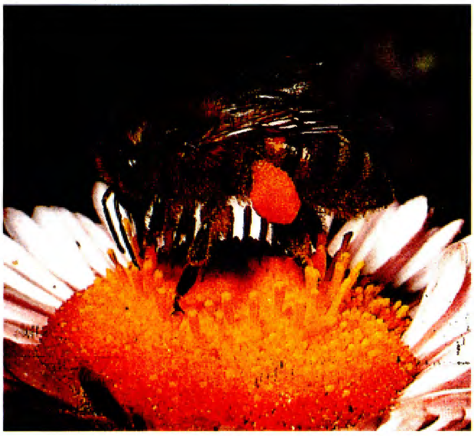
Bölüm **27**

HAYVANLAR VE DİĞER HETEROTROFLARDA BESİN ALINMASI VE İŞLENMESİ



eterotrof organizmalar, düşük enerjili ham maddelerden kendi yüksek enerjili bileşiklerini yapamazlar. Yine de, diğer bütün canlı varlıklar gibi, yüksek enerjili bileşiklere bağımlıdırlar ve bu karmaşık moleküllerden varlıklarını sürdürmek ve büyümek için gerekli enerjiyi elde etmek zorundadırlar. Dolayısıyla, hazır yüksek enerjili organik bileşikleri sağlamalıdırlar. Dört temel heterotrof organizma grubu vardır: fotosentetik olmayan bakteriler, mantarlar, fotosentetik olmayan protozoonlar ve hayvanlar. (Bunlara ek olarak, bazı yeşil bitkiler -örneğin en son bölümde tanımlanan karnivor **(etcil)** bitkiler- besinlerini heterotrofik olduğu kadar ototrofik olarak da sağlama yeteneğine sahiptirler).

İlk iki grup, bakteriler ve mantarlar, iç sindirim sistemi taşımazlar ve böylece beslenme yolu olarak absorpsiyona bağımlıdırlar. Bunlar genellikle ya **saprofitik** (ölü organik madde üzerinde yaşayıp beslenen) ya da **parazitik** (başka organizmaların üzerinde ya da içinde yaşayıp onlardan beslenenler) tirler. Buna karşın hayvanlar ve protozoonlar için temel beslenme yolu yeme - partikül halinde ya da kütlesel besini alıp sindirme- dir. Hayvanlar ve protozoonlar **herbivor** olabilirler ki, bu durumda bunlar yüksek enerjili bileşikleri, bunları



27.1 Polen ve nektar toplayan bir balarısı
Erişkin işçi balarıları, bitkilerden topladıkları nektardaki şekerle yaşayabilirler. Polen (arka bacaktaki polen keselerine yerleştirilir) ise bir protein kaynağı olarak kullanılır ve büyümekte olan larvalar ile kuluçkaya yatan kraliçe bununla beslenirler.

ham maddelerden üretmiş olan bitkileri[1] yiyerek elde ederler ya da **karnivor** olabilirler, bu durumda da bitkileri yemiş olan hayvanları ya da protozoonları yerler. Bazı hayvanlar, **omnivorlar,** yaşamlarını sürdürebilmek için hem bitkisel hem de hayvansal materyale gereksinim duyarlar.

Canlı varlıklar arasındaki yapısal çeşitliliğin büyük kısmı basitçe bunların üç ana beslenme biçiminin -fotosentez, absorpsiyon ve yeme- farklı uygulama yollarını yansıtır. Absorpsiyonla ya da yeme yoluyla beslenen organizmalar hem birbirlerinden hem de yeşil bitkilerden farklıdırlar; fakat saprofitik, parazitik, herbivor, karnivor ya da omnivor olsun, her heterotrofik organizma, kökeni fotosentetik organizmalar olan enerji verici besinlere bağımlıdırlar; ki bunlarda bu besinleri yapmak için güneşten gelen radyasyon enerjisini kullanırlar.

HETEROTROF ORGANİZMALARIN BESİN GEREKSİNİMLERİ

KÜTLE HALİNDE GEREKSİNİM DUYULAN BESİNLER

Karbohidratlar, yağlar ve proteinler heterotrof organizmalar için temel enerji kaynağıdırlar. Eğer organik besinler sadece enerji kaynağı olarak görev yapsalardı, bunlardan tek başına karbohidratlar yeterli olurdu. Gerçekten de ergin arılar ve sinekkuşları, eğer üremeye teşebbüs etmezlerse, sadece karbohidratça zengin nektar üzerinde yaşamlarını sürdürebilirler (Şekil 27.1). Bütün amino asitler ve nükleotitler, karbohidratlarda bulunmayan, azot taşıdıklarından, üreme ve büyüme sabit bir azot kaynağı gerektirir. Birçok bakteri ve mantar ve az miktarda protozoon, sadece karbohidrat ve mineral içeren bir besin üzerinde büyüyebilir ve üreyebilirler. Bunlar, besinlerinde proteine gereksinim duymazlar; çünkü yeşil bitkiler gibi, amino asitleri yapmak için inorganik azotu karbohidratların karbon iskeletleriyle birleştirebilirler. Aynı zamanda, yaşam için gerekli tüm diğer bileşik gruplarını kendileri için sentezleyebilirler.

Bununla birlikte, diğer heterotrofların çoğu için böylesine sınırlı bir besin yaşam için yeterli değildir. Bazı bakteri ve mantarlar gereksinim duydukları bazı organik bileşikleri sentezleme yeteneklerini görünür biçimde kaybetmişlerdir ve karbohidratlara ek olarak bunları da sağlamak zorundadırlar. Hayvanlar, sentezleme yeteneğinden özellikle yoksundurlar. Bunların birçok beslenme gereksinmeleri arasında, proteinlerin yapısını oluşturan amino asitler vardır. Her nekadar küçük bir kısım kamçılı protozoon tek azot kaynağı olarak amonyakla (NH_3) yaşayabilirse de hayvanların çoğu için inorganik azot zorunludur ve bunlar için karbohidratlarla sınırlı bir besin yaşamı desteklemez.

Bir sentezleme yolunun ortadan kalkması, doğal seçilimle meydana gelen evrim hakkında bildiklerimize de ters düşer. Fakat organizmalar değerli ham maddelerini ve enerjilerini, çevrede kolaylıkla bulunan organik bileşikleri yapmak için harcamazlarsa, rekabette avantaj sağlayabilirler. Böylece, gereksiz bir kimyasal yolun kaybı gerçek-

[1] Bu bölümde, "bitkiler" demekle, Eubacteria, Chromista, Protista ve Plantae alemlerinin fotosentetik üyelerini kastetmekteyiz.

ten **uyumsal** olabilir ve kolaylıkla elde edilebilir bileşiklerin sentezi için gerekli olan enzimlerden birini ya da birkaçını kodlayan genlerdeki mutasyonlar organizma için zararlı olmaktan çıkar. Bununla birlikte bu durum, bir türü, giderek artan bir besin özgüllüğüne mahkum edebilir. Böylece, bir organizmanın belirli bazı organik bileşiklere olan bağımlılığı bunun evriminde bir noktada söz konusu bileşiklerin kolaylıkla elde edilebilir olduğuna işaret eder. Besin gereksinmeleri bu yolla bir türün geçmişte nelerle beslendiğini yansıttığından evrimin izlediği yol hakkında değerli ipuçları sağlarlar.

Hayvanların çoğu bazı amino asitleri sentezleme yeteneğini kaybetmişlerdir ve bunları besinle almak zorundadırlar. Bunlara **temel amino asitler** denir (bu terim bir dereceye kadar yanıltıcıdır; zira proteinlerde ortak olarak bulunan diğer amino asitlerin temel olmadığı izlenimini uyandırmaktadır). Kuşkusuz bunların hepsi gereklidir; fakat sadece az bir kısmı besinin temelidir; diğerleri ki, onlar da yaşam için gereklidir, organizmanın kendisi tarafından diğer amino asitlerden ya da azotlu organik bileşiklerden sentezlenebilirler. Temel amino asitler farklı hayvan türleri, hatta aynı türün yaşamının farklı aşamaları için değişik olabilir. Genel olarak, dokuz amino asit (histidin, izolösin, lösin, lizin, metiyonin, fenilalanin, treonin, triptofan, valin) hemen bütün hayvanlar için temeldir; diğerleri bazıları için temel olabilir; fakat hepsi için olmayabilir.

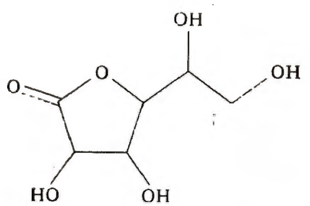


27.2 Kwashiorkor hastası bir çocuk
Kwashiorkor, prinç, mısır gibi sadece tek kaynaktan protein almak sonucunda ortaya çıkan ciddi bir protein yetmezliği hastalığıdır.

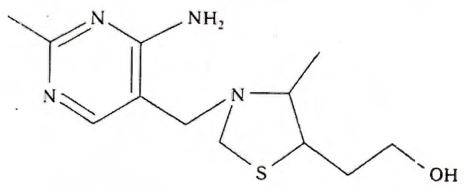
Temel amino asitlerin tamamını toplayabilmek için hayvanlar normalde çeşitli farklı proteinleri almalıdırlar; zira belli bir tek protein bunların hepsini içermeyebilir. Örneğin mısırın esas proteini olan zeinde, triptofan ve lizin bulunmaz. Sadece zein gibi "düşük kaliteli" bir proteine bağımlı olan bir hayvan, sadece bu iki aminoasidin eksikliğini değil, diğer temel amino asitlerin eksikliğini de çekecektir; zira protein sentezi bütün temel amino asitlerin aynı anda ve doğru nisbi miktarlarda bulunmasını gerektirir. Eğer birisi yetersizse, diğerlerinin de kullanımı oransal olarak azalır ve depo da edilemediklerinden, boşaltımla atılırlar. Larvaları sadece bir bitki üzerinde beslenen mısır güvesi gibi uzmanlaşmış türler, konakçılarında olmayan amino asitleri sentezleme yeteneğine sahiptirler.

Bütün temel amino asitleri elde etmek için, birçok organizma çeşitli proteinleri almak zorundadır; zira bunların hepsinin aynı amino asitlerden yoksun olmaları olası değildir. Beslenme uzmanları, ortalama bir erişkin erkeğin günlük besininde en az 70 gram protein bulunmasını ve bunun da en az yarısının hayvansal kökenli olmasını önermektedirler. Çeşitli amino asitlerin bitki proteinleri içindeki oranları genellikle hayvansal proteindekilerden oldukça farklıdır. Bu yüzden, insan için temel amino asitlerin kaynağı olarak, bitki proteinleri, hayvan proteinlerinden daha az güvenilirdir. **Kwashiorkor** (Şekil 27.2) adı verilen ve karaciğer harabiyeti, ciddi kansızlık ve deride yangıyla karakterize bir protein eksikliği hastalığı, besinin esas olarak tek bir bitki materyalinden oluştuğu ülkelerin - princin temel gıda olduğu Endonezya ve mısırın esas yemek olduğu Afrika'nın bazı bölgeleri gibi - çocukları arasında yaygındır.

Vejeteryan beslenme rejimi uygulayan bir insan, birbirini tamalayacak ve eksikliğini giderecek bitki proteinleri karışımını seçmeye dikkat etmelidir. Örneğin fasülyedeki proteinler methiyoninden yoksunken, buğdaydakiler lizinden yoksundur. Eğer fasülye ve buğday aynı yemekte yenecek olursa, birbirlerini tamamlayacaklar ve ne



A



B

27.3 İki önemli vitamin
(A) Vitamin C güçlü bir indirgeyici ajandır. Demir atomunu, bir kollojen sentezleyici enzimin içinde, indirgenmiş (ferrus) halde tutmaya yetmeyecek kadar az C vitamini bulunduğu zaman, skorbit belirtileri ortaya çıkar. Sonuçta kollojen yeteri kadar hidroksile olamaz ve yapısal olarak zayıflar. (B) Vitamin B_1, inaktif durumdayken, en sağdaki hidroksil grubunun yerinde iki fosfat gruplu bir zincir taşır. Vitaminin işlevlerinden biri, piruvatın (glikolizin son ürünü) asetilkoenzim A'ya (sitrik asit döngüsünün başlangıç noktası) dönüşümünde bir koenzim olarak görev yapmasıdır. Dolayısıyla, vitamin B_1 eksikliği sitrik asit döngüsünün hızını azaltır. Bu döngü, tek başına glikolizden elde edilenden çok daha fazla enerji açığa çıkartabildiğinden, metabolik enerji düzeyi düşer ve beriberi belirtileri oluşur.

methiyoninin ne de lizinin eksikliği görülecektir. Amino asitler vücutta depo edilmediklerine göre, bir yemekte fasülye, bir sonrakinde buğday yemek boşuna olacaktır; tamalayıcı proteinler *aynı yemekte* yenilmelidir.

Bazı hayvanlar besinlerinde çok az ya da hiç yağ olmasa bile yaşayabilir ve büyüyebilirler; çünkü bunlar karbohidrat ve yağı birbirine dönüştürebilirler ve hiç yemeseler dahi yağı vücutlarında bir depo ürünü olarak biriktirebilirler. Fakat bazı hayvanlar (sıçanlar ve insanlar da dahil) kendilerine diğer organik bileşikler ne kadar fazla sunulursa sunulsun, gereksinim duydukları linoleik asiti (yaygın bir yağ asidi) sentezleyemezler. Eğer bu hayvanlar hazır linoleik asit alabilecekleri kadar yeterli yağ yemezlerse ciddi hastalık belirtileri ortaya çıkabilir, hatta ölümle sonuçlanabilir. Bu hayvanlar için linoleik asit ***temel yağ asiti*** olarak adlandırılabilir.

Bizim türümüz için gıda gereksinmeleri, ilk insanların omnivor avcı toplulukları olduğunu işaret eden insan evrimiyle ilgili en yeni teorileri desteklemektedir. Hayvansal protein ve yağları, bitkisel materyalle birlikte düzenli olarak alan bu insanlar, besinlerinde hazır olarak sunulan maddelerin sentez yollarını korumak için hiçbir seçici baskıya maruz kalmamışlardır. Bu yollar kaybolduğu için katı bir vejeteryan beslenme rejimi bizim türümüz için kalıtsal açıdan yapaydır ve amino asitleri dengelemeye ve hayvansal yağlar (genellikle süt ürünleri) almaya dikkat edilmelidir.

VİTAMİNLER

Vitaminler, bunları sentez edemeyen organizmalar tarafından küçük miktarlarda gereksinim duyulan ve bu yüzden de besinlerden hazır olarak alınmak zorunda olan organik bileşiklerdir. Bir bileşik, A türü için bir vitamin olabilirken, B türü için olmayabilir; çünkü B onu sentez edebilmektedir. Vitaminler sadece çok küçük miktarlarda gereklidirler; çünkü bunlar normalde koenzim ya da koenzimin bir kısmı olarak işlev görürler; hatırlayacağınız gibi enzimler ve koenzimler birçok kez tekrar kullanılabilen katalizörlerdir ve bu nedenle de büyük miktarlarda gerek duyulmazlar.

Bazı hastalıkların besinlerdeki eksikliklerle -şimdi bunlar vitamin eksikliği olarak tanımlanıyor- bağlantılı olduğu çok önceleri bulunmuştu. 1752'de, taze meyvelerin, uzun süre denizlerde kalan denizcilerde yaygın olarak görülen, acı verici ve belirtileri dişeti kanaması, diş dökülmesi, kansızlık (burada hemoglobin düzeyindeki azalma), yaraların geç iyileşmesi ve ağrılı ve şiş eklemler olan bir hastalık olan ***skorbüt***'ü önlemede yaralı olduğu biliniyordu. 1800'den kısa bir süre önce, bu zayıf düşürücü hastalığı kontrol etmeye yönelik olarak, misket limonu ve limon suyu, İngiliz denizcilerinin besin katıklarının standart parçaları olmuşlardı- bu yüzden bunların lakabı "misket limoncu"ydu. Fakat o zamanlar bu hastalığın nedeninin vitamin C noksanlığı (Şekil 27.3A) olduğunu bilmenin hiçbir yolu yoktu. Yine, bizim bu vitamine olan gereksinimimiz bizim omnivorlar olarak evrimleştiğimizi yansıtır: türümüz her zaman taze sebze ve meyveleri yiyebilmiştir. Karnivorlar, besinlerinde meyve olmamasına karşın skorbüt hastalığına yakalanmazlar. Bunlar hiçbir zaman dış kaynaklardan fazla vitamin C almadıklarından, doğal seçilim, bunlarda, bu vitaminin sentezini için gerekli metabolik yolların kaybını önleyecek yönde çalışmıştır.

Besindeki eksikliğe bağlı bir başka hastalık, limonların ve misket

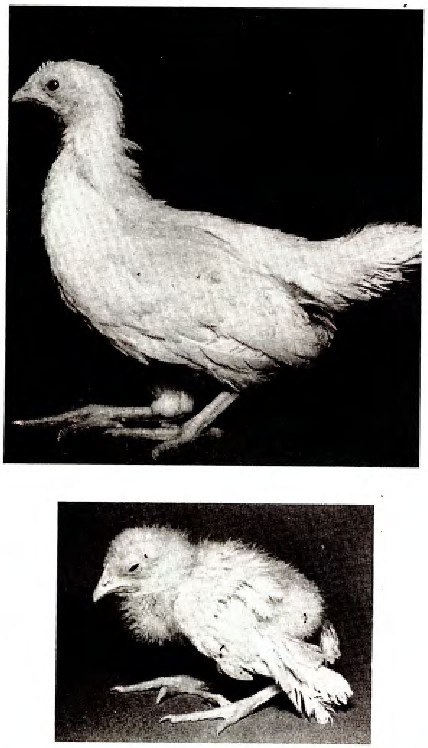
limonlarının skorbüte karşı etkili olduğunun anlaşılmasının keşfinden neredeyse yüzyıl sonra aydınlatıldı. Hollanda hükümeti, Doğu Hindistan'daki askerler arasında, insanları sakat bırakan ve ***beriberi*** adı verilen, kas erimesi (atrofisi), paraliz, zihin bulanıklığı ve bazen konjestif kalp yetmezliği ile karakterize bir hastalığın yüksek sıklıkta görülmesinden endişe duydu. Pasteur, Robert Koch ve diğerlerinin, hastalıkların nedeninin mikroorganizmalar olduğuna ilişkin keşiflerinden haberdar olan bir araştırıcı ekibi, çabalarını, beriberi için böyle bir ajan bulmaya yönelttiler. İki yıllık çalışma hiçbir başarı getirmedi. Sonra, ekibin bir üyesi, Christiaan Eijkman, esas olarak askeri karargahlarda mutfak ya da yemek alanına dökülmüş rafine prinçlerle beslenen tavukların insan beriberisindekilere benzer belirtiler gösterdiklerini keşfetti. Çok ucuz olduğu için rafine pirinç askerlere verilen en temel yemekti. Eijkman, besine rafine edilmemiş prinç eklendiğinde ne tavukların ne de insanların hastalandığını buldu. Daha sonra gösterdi ki, antiberiberi etmeni, suda çözünebilmekte ve rafine işlemi sırasında kaybolmaktaydı.

1906'da Cambridge Üniversitesi'nden F.G. Hopkins, normal besinlerin, karbohidratlar, yağlar, proteinler, mineraller ve suya ek olarak, sağlık için gerekli başka maddelerden de eser miktarlarda içerdiğini gösterdi. Hopkins bu maddelere aksesuar etmenler adını verdi. Daha sonra 1911'de Amerikan biyokimyacısı Casimir Funk, antiberiberi etmenini saflaştırıp kristalize etti ve kimyasal olarak bir amin olduğu için buna "vitamine" ("vital amin" anlamında) adının verilmesini önerdi. Daha sonra pek çok aksesuar etmenin amin olmadığı bulununca, bazı araştırıcılar Funk'un teriminin terkedilmesini istediler; sondaki *e*'nin düşürülmesinde uzlaşıldı ve kelime "vitamin" haline geldi. Anti beriberi etmeni bugün artık vitamin B_1 ya da tiamin olarak bilinmektedir (Şekil 27. 3B).

Bir kimyasal bileşiğin vitamin olduğunu kesin olarak göstermek genellikle zordur; çünkü bu kimyasalı içermediği sanılan bir besinde, deney hayvanında hastalık belirtilerinin oluşmasını engelleyecek miktarda bu eser bileşikten bulunabilir. En hassas saflaştırma teknikleri dahi her zaman başarılı olmayabilir. İnsanlar için vitamin olabilecek çeşitli bileşikler şu anda incelenmektedir. Ancak, bir sonuca varabilmek yıllar alabilir. Bir vitamin için güvenilen en küçük günlük gerekli miktarın saptanması daha da zordur. Şu ana kadar önerilmiş olan miktarlar dahi tartışmaya açıktır. Kulanım miktarlarının-kişilerin yaşına ve değişen sağlık koşullarına göre alınması gereken miktarların-değişkenliği konusundaki bilgimiz şaşılacak kadar azdır. Her ne kadar daha çok araştırma gerektirmesine karşın, bir şey kesin olarak söylenebilir; çok sayıdaki vitamin reklamına karşın, bol miktarda sebze, meyve ve et yiyen sağlıklı kişiler, vitaminlerin çoğunu bu gıdalardan alacaklardır.

Vitamin eksikliğinin patolojik belirtileri ile o vitaminin biyokimyasal işlevi arasındaki ilişki belirsizdir. Örneğin beriberi hastalığının belirtileri (B_1 vitamininin eksikliğinden kaynaklanır) bu vitaminin pirüvik asitin korbondioksit ve asetik asite dönüşümünde rol aldığını göstermez. Hatta, eksikliklerinde ortaya çıkan klinik tabloların ne olduğu bilinmesine karşın, birçok vitaminin biyokimyasal işlevi hala bilinmezliğini korumaktadır.

Suda çözünen vitaminler Vitaminler suda ve yağda çözünenler olarak iki sınıfa ayrılırlar. İnsanlar için suda çözünen vitaminler, vitamin C ve bir arada bulunma eğiliminde olan ve B kompleksi olarak bili-



27.4 Folik asit yetmezliği gösteren bir civciv
Her iki kuş da dört haftalıktır. Alttaki, folik asit içermeyen bir dietle beslenmiş, üsttekine bu vitaminden bol miktarda verilmiştir.

nen vitaminlerdir. Bu maddeler, hayvan hücrelerinin tümünde metabolik tepkimelerde koenzim olarak işlev görürler. Bazı hayvanlar bu koenzimlerin bir veya birkaçını sentezleyebilirler ve doğal olarak bu koenzimler bu hayvanlar için vitamin değildir ve besinlerinden alma gereğini duymazlar.

Meyvedeki vitamin C ya da askorbik asit, skorbüt hastalığını engelleyici faktördür. En önemli işlevlerinden biri bağ dokuların esas bileşeni olan kollajen fibrelerinin oluşmasını sağlamaktır. Alınan besindeki askorbik asit miktarı ciddi biçimde azaldığı zaman kollajen yapımı durur ve ağır skorbüt belirtileri görülmeye başlar. Amerika Birleşik Devletleri'nde yetişkinler arasında bu hastalığa oldukça seyrek rastlanırken, ara sıra bebeklerde görülür; çok daha hafif şekli ise en sık rastlanan tipidir. Besinlerde-taze sebze ve meyvelerde-bol miktarda askorbik asit bulunduğu için takviye alımı sadece bebeklere, gebe kadınlara ve ciddi hastalara önerilir. Narenciyegillerin, iyi bir vitamin C kaynağı sayılmalarına karşın en iyi kaynak oldukları da söylenemez. Ancak uzun deniz yolculuğu ya da uzun kış koşullarında, lahana, bezelye ve fasülye gibi vitamin C açısından çok daha zengin olan sebzelere göre daha dayanıklıdırlar.

B kompleksi, kimyasal olarak birbiriyle ilgisiz; fakat işlevsel olarak bir şekilde benzer çok sayıda bileşikten oluşur. Bunların birçoğu hücre solunumunda rol alan koenzimlerin bileşenleridir. Daha önce de belirtildiği gibi, tiamin (vitamin B_1) pirüvik asitin oksidasyonunu katalizleyen enzimin bir parçasıdır. B vitamini pantotenik asit, koenzim A'nın bir bileşenidir; bu da, Bölüm 6'da gördüğümüz gibi, asetil grubunu Krebs döngüsüne taşımada temel bir rol oynar. Riboflavin (vitamin B_2), solunumdaki elektron taşıma sisteminde taşıyıcı bileşiklerden biridir. Pridoksin (vitamin B_6), transaminasyonlarda - amino gruplarının bir bileşikten diğerine taşındığı tepkimeler- rol alan koenzimin bir bileşenidir. Bir diğer B vitamini olan nikotinamit, hem NAD'nin hem de NADP'nin en önemli bileşenidir (ticari vitamin preparasyonları genellikle niasin içerirler; bu da vücutta nikotinamide dönüştürülür); birçok fakir bölge için ciddi bir sorun olan nikotinamit eksikliği hastalığı ***pellegra***, aynı zamanda, vücutta nikotinamit tutulmasının engellendiği kronik alkolizmden de kaynaklanabilir. B vitaminleri, hücre solunumunun enerji açığa çıkaran tepkimelerinin vazgeçilmez katalizörleri olarak, insanlar gibi heterotrofların besininde en önemli yeri tutarlar.

B vitaminlerinin bazıları,- özellikle, kobalt elementi taşıyan çok önemli bir vitamin olan B_{12} (kobalamin)- kırmızı kan küreciklerinin yapımında rol oynarlar. Vitamin B_{12} eksikliği, yaşlı insanlarda daha yaygın görülen bir kronik hastalık olan ***pernikiyoz anemi***yle sonuçlanır. Bu vitamin, çeşitli diğer vitaminler gibi (vitamin E, vitamin K, niasin, pantotenik asit ve folik asit), normal olarak memelilerde sindirim kanalındaki mikroorganizmalar tarafından sentezlenir ve besinde bulunmasına gerek olmadan bu yolla absorbe edilir. İnsanlarda pernikiyoz anemi oluştuğu zaman, neden genellikle bağırsaktaki yetersiz vitamin B_{12} değil; fakat daha ziyade bunu absorbe edememe ya da absorbe ettikten sonra aktif forma çevirememedir.

B vitaminlerinin bir diğeri olan folik asit de görünürde kırmızı kan küreciklerinin yapımında rol oynamaktadır. Ancak bunun birincil görevi hücre bölünmesinde gerekli olan nükleik asitlerin yapı taşları olan bazı nükleotitlerin yapımını sağlamadır (Şekil 27.4). Daha sonra göreceğimiz yağda çözünen vitaminlerin aksine, suda çözünen

vitaminler depolanmazlar. Bu yüzden, bu maddeleri sık sık yeniden almalıyız.

Yağda çözünen vitaminler Topluca, yağda çözünen vitaminler olarak bilinen bileşikler genellikle sadece omurgalıların sağlığı için gereklidirler. Biz bunlardan, en temel olanlarla: A, D, E ve K ile ilgileneceğiz. Aynı bileşikler ya da çok benzerleri birçok başka organizmalarda da bulunurlar; fakat bunlar bu organizmalarda görünürde farklı işlevler görürler ve temel besin maddeleri değildirler.[2] Atasal organizmalarda bulunan bileşiklerin değişik işlevleri yüklenmiş olması, evrim sürecinde ortak bir olayı gösterir: doğal seçilim, tamamen yeni bileşiklerin ortaya çıkmasını sağlamak yerine, mevcutlar üzerinde etkin olarak bunlara yeni görevler yaratmıştır. Omurgalılardaki belli başlı yağda çözünen vitaminlere bir bakalım:

Vitamin A eksikliği büyüme geriliği, epitel hücrelerinin aşırı keratinizasyonu (pençe, tırnak ve boynuzların ana maddesi olan keratinlerin birikmesi sonucunda sertleşme) ve **silindirik** ve **kübik** epitelin pul pul olmasına ve dökülmesine neden olur. Fakat vitamin A eksikliğinin en ciddi sonucu **kseroftalmi-** göz dokularının kalıcı körlüğe yol açan keratinizasyonu-dir. Gerçekten de xerophthalmia, birçok gelişmemiş ülkede çocukluk dönemi körlüklerinin en yaygın nedenidir. Vitamin A eksikliğinin daha hafif bir belirtisi gece körlüğüdür: vitamin A gözün ışığa duyarlı çubuk hücrelerinin bir bileşeni olduğu için, yeteri kadar vitamin A bulunmaması, az ışıkta görmede önemli bir bozukluğa yol açar (Şekil 27.5). Vitamin A eksikliği Amerika Birleşik Devletleri'nde yaygın değildir; çünkü bu vitamin hayvan vücudunda yeşil ve sarı sebze ile meyvelerdeki karotenoyitlerden sentezlenebilir (havuca tipik rengini veren β-karoten gibi). Herne kadar karotenoyitler sadece bitkiler tarafından sentezlenebilirlerse de, bu vitamin A öncülleri tereyağı, peynir, süt ve yumurta sarısı gibi hayvansal ürünlerde de bol miktarda bulunurlar. Ne gariptir ki, vitamin A'nın fazlası, diğer bazı vitaminlerde de olduğu gibi, normal derişiminin yararlı olduğu sistemleri tahrip edebilir.





27.5 Gece körlüğü
Üst: Yolun normal bir birey tarafından görünüşü.
Alt: Yolun, aynı aydınlatma koşullarında, vitamin A yetersizliği olan bir birey tarafından görünümü. Bu şahıs yol işaret levhasını hiç göremez.

Vitamin D, kalsiyumun emilmesinde ve metabolizmasında rol oynar ve eksikliği çocuklarda **raşitizm** olarak bilinen bir anormalliğe yol açar. Hasta bir çocukta, büyümekte olan iskelet deforme olur; çünkü yeteri kadar kalsiyum taşımayan kemikler çok yumuşaktır. Raşitikler için en iyi koruyucu güneş ışığı almaktır; zira güneş ışığındaki morötesi radyasyon, insan derisindeki steroyitllerden vitamin D üretilmesini sağlar. Dolayısıyla, raşitizm daha çok, insanların zamanlarının çoğunu kapalı yerlerde geçirdiği, dışarıda oldukları zaman da vücutlarının büyük kısmını güneş ışığından koruyacak biçimde giyindikleri ılıman bölgelerle sınırlı kalır; türümüzün ortaya çıktığı tropiklerde ise hemen hemen hiç bilinmez; gerçekte milyonlarca insan için teknik açıdan bir vitamin değildir. Vitamin D, özellikle yumurta sarısında, sütte ve balık yağlarında boldur.

Vitamin E, sıçanlarda sağlıklı kas ve sinir kondüsyonunun korunması, normal karaciğer işlevi, erkeklerde döllenme ve kırmızı kan küreciklerinin tahribinin önlenmesi bakımından önemlidir. Sıçanlar omnivor olduklarından, besin gereksinmeleri hemen hemen tamamen bizimkiyle aynıdır ve vitamin E'nin insanlar için de aynı ölçüde

[2] Az sayıda omurgasız türü, vitamin A ve E'ye gereksinim duyar

TABLO 27.1 *İnsanlar tarafından gereksinim duyulan bazı vitaminler*

Vitamin	*Bazı eksiklik belirtileri*	*Önemli kaynaklar*
YAĞDA ÇÖZÜNEN		
Vitamin A (retinol)	Kuru ve kolay kırılgan deri, solunum sistemi ve ürogenital kanal epiteli, xerophthalmia ve gece körlüğü	Yeşil ve sarı sebze ile meyveler, süt ürünleri, yumurta sarısı, balık-karaciğer yağı, böbrek, hayvansal yağ
Vitamin D (kalsiferol)	Raşitizm ya da osteomalacia (çok düşük plazma kalsiyum düzeyi, yumuşak kemikler, çarpılmış iskelet, zayıf kas gelişimi)	Güneş ışığı; yumurta sarısı, süt, balık yağları
Vitamin E (tokoferol) İnsanlar için gerekliliği henüz anlaşılamamıştır.	Sıçanlarda kas ve sinir sisteminde işlev bozuklukları; anemi (kırmızı kan küreciklerinin harabiyetinden dolayı); erkeklerde kısırlık	Hem bitkisel hem de hayvansal yiyeceklerde geniş bir dağılımı vardır; et, yumurta sarısı, yeşil sebzeler, tohum yağları, tohum bağırsak bakterileri gibi.
Vitamin K (phylloquinon, vb.)	Kan pıhtılaşmasında yavaşlama ve kanama	Yeşil sebzeler; bağırsak bakterileri
SUDA ÇÖZÜNEN		
Tiamin (B_1)	Beriberi (kas atrofisi, paraliz, zihin bulanıklığı, kanamalı kalp yetmezliği)	Tohumlar, maya, kuruyemişler, karaciğer, et
Riboflavin (B_2)	Korneanın damarlanması, konjuktivit, görme bozuklukları; dudaklarda ve dilde yaralar; deney hayvanlarında karaciğer ve sinir bozuklukları	Süt, peynir, yumurta, maya, karaciğer, buğday tohumu, lifli sebzeler, hububat
Piridoksin (B_6)	Kasılmalar, dermatitler, antikor sentezleyememe	Tohumlar, taze et, yumurta, karaciğer, taze sebze
Pantotenik asit	Adrenal korteks işlevinde bozulma, başparmak ve ayaklarda uyuşma ve acı, antikor sentezleyememe	Hemen bütün besinler, özellikle taze sebze ve et; hububat, yumurta, bağırsak bakterileri
Biotin	Klinik belirtiler (dermatit, konjuktivit) insanlarda son derece seyrektir; fakat aşırı çiğ yumurta akı yenirse belirtiler oluşur	Karaciğer, maya, taze sebze de dahil olmak üzere birçok besin maddesinde bulunur
Nikotinamit	Pellagra (dermatit, ishal, aşırı duyarlılık, karın ağrısı, uyuşukluk, zihin bulanıklığı	Et, maya, hububat, bağırsak bakterileri
Folik asit	Anemi, antikor sentezleyememe, genç hayvanlarda büyüme geriliği	Lifli sebzeler, karaciğer, et, bağırsak bakterileri
Kobalamin (B_{12})	Pernikiyoz anemi	Karaciğer, et, bağırsak bakterileri
Askorbik asit (C)	Skorbüt (diş eti kanamaları, gevşek dişler, anemi, acılı ve şiş eklemler, yaraların geç iyileşmesi, aşırı zayıflama)	Taze sebze ve meyveler

önemli olduğu söylenebilir. Ancak bu vitaminin eksikliği insanlarda çok nadir görülür ve herhangi bir eksiklik belirtisi de bilinmemektedir. Sonuçta, bunun insanlar için gerçekten temel olup olmadığı konusu büyük ölçüde tartışmalıdır.

Ancak, Vitamin E'nin yararlı bir etkisi olduğu da kuşku götürmez. Birçok mutajen ve potansiyel kanser yapıcı maddelerin herbirinin dış yörüngesinde bir boşluk yaratan oksijen atomlarının oluşmasına yol açarlar. Buna bir örnek, karasız bir bileşik olan hidrojen peroksittir (H_2O_2) dir. Oksijen, yüksek derecede elektronegatif olduğundan, oksijen radikalleri olarak bilinen bu bileşikler çok reaktiftirler ve dolayısıyla potansiyel yıkıcılardır. Yağda çözünen vitamin E, lipit zarlardaki radikallerle tepkimeye girip onları detoksifiye eder; suda çözünen vitamin C bu işlevi sitoplazmada ve hücre dışı sıvıda gerçekleştirir. Sebzelerde bulunan karotenoyitler, vitamin A'nın en büyük kaynağı olmanın yanısıra, oksijen radikallerini, özellikle singlet oksijeni (bağ yapmamış atomik oksijen) detoksifiye etme yeteneğine sahiptirler.

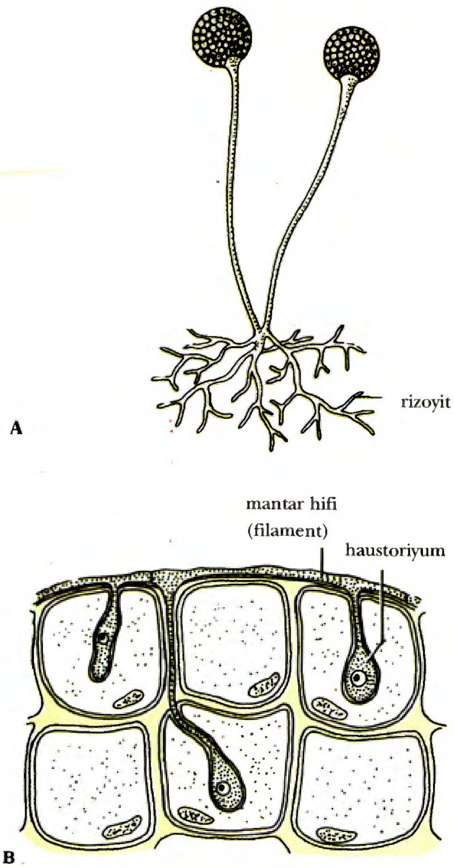
Vitamin K, kan pıhtılaşması için gerekli kimyasallardan birinin yapımı için gereklidir. Eksikliği kan pıhtılaşmasında yavaşlamaya ve bazen de kanamalara yol açar. İnsanlarda, yeteri kadar vitamin K normalde bağırsak kanalındaki bakteriler tarafından sentezlenir; fakat yağların ve yağda çözünen maddelerin bağırsaklardan emilmesini aksatan bir durum olursa, eksiklik oluşur. Büyük miktarlarda antibiyotik alınımı, bağırsak bakterileri tarafından sentezlenen bu vitaminde ve diğer vitaminlerde geçici bir eksikliğe yol açar; özgül olmayan bu tip ilaçlar, sadece hastalık yapıcı bakterileri değil, işlevlerimiz için gerekli bağırsak bakterilerini de öldürürler.

Tablo 27.1, insanlar için gerekli temel vitaminleri, bunların eksikliğinde görülen belirtileri göstermekte ve alınabilecek önemli kaynakları belirtmektedir.

MİNERAL GEREKSİNMESİ

Ototroflarda olduğu gibi, heterotroflarda da bazı minerallere gereksinim duyulur; bunlar normal olarak iyon olarak emilirler. Sodyum, klor, potasyum, fosfor, magnezyum ve kalsiyum gibi bazılarına nispeten büyük miktarlarda gereksinim duyulur. İnsanlarda, bu minerallere en düşük günlük gereksinim, magnezyum için 0.35 gramdan, sodyum klorür için yaklaşık 3 grama kadar değişir. Demir, manganez ve iyot gibi diğer minerallere çok daha az miktarlarda gereksinim duyulur. Bakır, çinko, molibden, selenyum ve kobalt, her ne kadar yaşam için gerekliyse de, sadece eser miktarlarda olması yeterlidir-, bu miktar, günde birkaç miligramdan fazla değildir. Vanadiyum, baryum, çinko, silis ve nikel gibi bazı elementler, bazı hayvan türleri için gerekliyse de insanlar için önemli oldukları kanıtlanmamıştır.

Minerallerin bazılarının işlevi açıktır. Kalsiyum, omurgalılarda kemiklerin ve dişlerin en önemli bileşenidir ve organizmaların çoğunda çok çeşitli roller üstlenmiştir. Fosfor, nükleik asitlerin ve kritik öneme sahip yüksek enerjili birçok organik bileşiğin bir bileşenidir. Demir, sitokromların ve hemoglobinin bir bileşenidir. Sodyum, klor ve potasyum, vücut sıvılarının önemli bileşenleridir ve ozmotik fenomen ile sinir ve kas aktiviteleri gibi olaylarda rol oynarlar. İyot, tiroyit bezi tarafından üretilen hormonların bir bileşenidir. Fakat bazı mi-



27.6 Mantarların beslenmede kullanılan yapıları
(A) Saprofit bir mantarın kök benzeri rizoyitleri. (B) Çok çekirdekli bitkilerin paraziti olan bir mantarın haustoriyumları. Mantarın gövdesi (gri) filamentlidir ve konakçı bitkinin hücreleri arasında büyüyebilir. Haustoriyumlar hücre duvarını delip geçerler ve konakçının hücre zarında derin girintiler yaparak, buralardan besinleri absorbe ederler. Haustoriyumların sitoplazmayla doğrudan temas etmediğine dikkat edin. Çünkü haustoriyumların yaptığı girintiler hücre zarıyla aynı hizadadır.

nerallerin, özellikle eser miktarlarda gereksinim duyulanların işlevleri daha az belirgindir. Bunlar, enzimlerin ya da koenzimlerin bileşenleri olabilirler; örneğin selenyum, hidrojen peroksit gibi mutajenik maddelerin yok edilmesine yardımcı olan bir enzimin aktif merkezinde yer alır. Diğer bazı mineraller, enzim ya da koenzimlerin yapısına katılmaksızın, tepkimelerin katalizlenmesine yardımcı olan kofaktörlerdir. Çoğu kez, bildiğimiz sadece, gerekli mineraller olmadan organizmaların iyi gelişemediğidir. Vitaminlerde olduğu gibi, her türün gereksinim duyduğu mineraller, normal besinlerde vardır. Az sayıda kuş ve memeli türü mineral eksikliklerini toprak yiyerek kapatırlar; bunun dışındaki çamur yeme olaylarına kil gereksinimi yol açar; bu da bazı zehirli besinlerin detoksifiye edilmelerine yardımcı olur.

MANTARLARIN BESİN ALMASI

Mantarlar, besinlerinin üzerinde ya da içinde yaşayan, hareketsiz heterotrofik organizmaların geniş ve çeşitlilik gösteren bir grubunu oluştururlar. Ekmek küfü iyi bilinen bir örnektir. Üzerinde ürediği ekmek, daha çok, zengin bir enerji kaynağı olan nişastadan oluşmuştur. Fakat nişasta bir polisakkarittir ve bunun çok büyük ve çözünmeyen molekülleri, küfün hücre zarından geçemezler. Absorpsiyondan önce, nişasta kendisini oluşturan yapı taşlarına, basit şekerlere yıkılmalıdır; kısaca, nişasta sindirilmelidir. ***Sindirim*** enzimatik hidrolizden başka bir şey değildir; hatırlayacağınız gibi, bu da su eklenmesini içerir (Bkz. sayfa **55**). Ekmek küfünde, hidroliz, hücrelerin dışında, ***hücre dışı sindirim*** adı verilen bir olayla gerçekleşir. Küfün hücrelerinde sentezlenen sindirim enzimleri, ekmeğin üzerine salgılanırlar ve nişastayı hidrolize ederler. Bu sindirimin ürünü olan basit şekerler, daha sonrü ***rizoyit*** adı verilen kök benzeri yapılar tarafından absorbe edilirler (Şekil 27.6A).

Ekmek üzerinde yaşayan küf, saprofitik bir yaşam biçimi örneği oluşturur; zira besinlerini ölü organik maddelerden sağlar. Ancak birçok mantar parazittir. Gerçekten de ekmek küfünün kendisi de saprofitik beslenmeyle sınırlı değildir; taze sebze ve meyveler üzerindeki zarar verici mantarların en yaygınıdır. Çeşitli parazitik mantarlar, konakçı bitki ve hayvanlarla olan ilişkileri bakımından farklılık gösterirler. Bazı küçük mantarlar, konakçılarının hücrelerinin arasında ürerler; fakat ***haustoria*** denilen ve konakçının hücre zarı içine girintiler yapan kök benzeri yapılar çıkartarak bunların sitoplazmalarından besin emerler (Şekil 27.6B). Diğer filamentli tipler de birçok konakçı hücresini eş zamanlı olarak istila edip, hücre zarını (bitki konakçılarda hücre duvarını) geçip, bir hücreyi yanındakinden ayırırlar. Atlet ayağı mantarının yol açtığı yoğun kaşıntı, haustoria, derideki duyu sinirlerinin ucunu istila ettiği zaman meydana gelir.

Konakçılarıyla olan ilişkilerinin ayrıntısı ne olursa olsun, parazitik mantarlar, saprofitik mantarlarla aynı beslenme şeklini uygularlar: enzimler, mantarın üzerinde ya da içinde yaşadığı besin kaynağının içine salgılanırlar; sindirim, hücre dışı olarak meydana gelir ve sindirim ürünleri mantar tarafından absorbe edilir. Hayvanların çoğunun aksine, mantarlarda büyük miktarlarda besinin sindirileceği iç boşluklar yoktur; bunlar, basit olarak, sindirilmiş organik maddeleri, daha çok bitki köklerinin inorganik besinleri absorbe ettiği gibi, vücut yüzeyinden absorbe ederler.

Bir kısım mantar, substrat üzerinde normal beslenme biçiminden

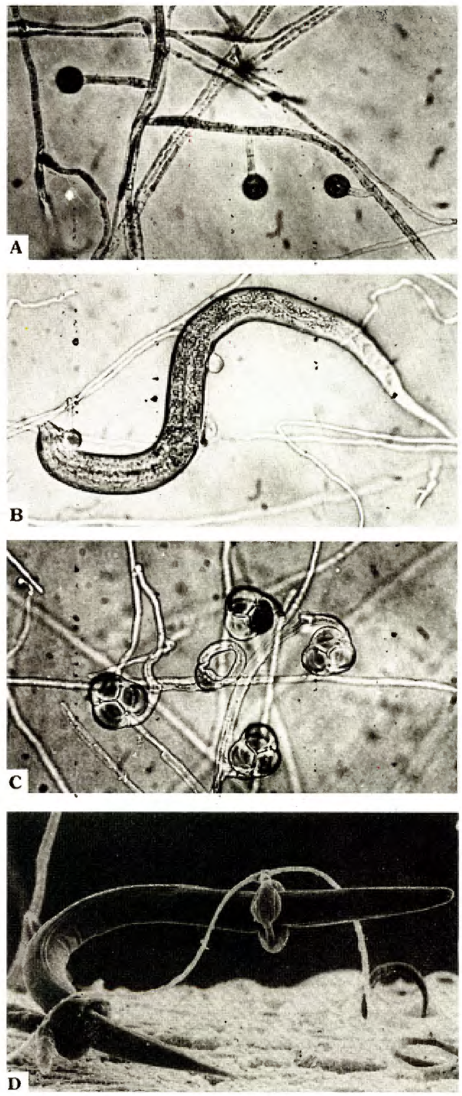
hareketle, nematot gibi küçük hayvanları yakalayarak besinlerini takviye ederler. Av yakalandığı zaman, mantarın kolları kurbanın vücuduna girer ve sindirim enzimleri salgılar; hücre dışı sindirim meydana gelir ve ürünler absorbe edilir (Şekil 27.7).

Bir çeşit avcı mantar, *Arthrobotrys*, bazı mantarların gösterdiği beslenme esnekliğine mükemmel bir örnek oluştururlar. *Arthrobotrys*, çeşitli organik kültür ortamlarında kolaylıkla ürer; fakat bu ortamlarda, normalde avını yakaladığı tuzakları nadiren kurar. Buna karşın, canlı bir nematot ya da nematot dokusunun bir özütü (hatta içinde nematotların yaşadığı bir su) kültüre eklenecek olursa, mantar buna tuzaklar oluşturarak cevap verir. Görünen odur ki, nematotlar tarafından üretilen bazı kimyasallar, mantarın bu tuzakları oluşturmasını başlatırlar; yani, av, avcının avı yakalayıcı yapıları oluşturması için uyarır.

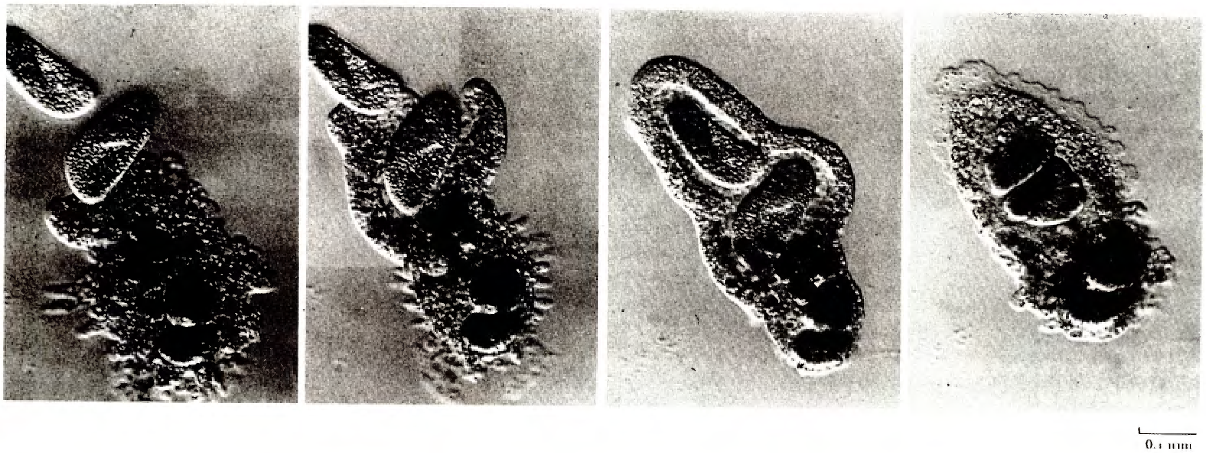
HAYVANLAR VE PROTOZOONLARIN BESİN ALMASI

Besin alımı hayvanlarda ve birhücrelilerde, bitkilerde olduğundan çok daha fazla aktivite gerektirir. Bu organizmalar, çoğu kez, yiyeceklerini bulmak ve yakalamak için ayrıntılı yöntemlere başvurmak zorundadırlar. Bunların aşırı çeşitlilik gösteren beslenme biçimleri, çok sayıda yoldan biriyle sınıflandırılabilir. Olası bir sınıflandırmaya zaten değinmiştik; buna göre, canlının besininin esas olarak hayvanlara, bitkilere ya da ikisine birden bağımlı olmasına göre karnivor, herbivor ya da omnivor olarak sınıflandırılabilir. Sınıflandırma için diğer bir olası kıstas, yiyeceğin büyüklüğüdür. Böylece, bir dizi sil, tüy, bacak, ağ ve benzeri yapılarla çevresindeki sudan mikroskopik organik materyali süzen mikrofajik beslenicileri ayırdedebiliriz. Ayrıca, daha büyük besin kütlelerini dişler, çeneler, kıskaçlar, kursak ya da sadece enzimlerin aktivitesiyle parçalayan, makrofajik beslenicileri ayırdedebiliriz. Daha küçük gruplar, bitki ya da hayvan avlarından besinleri özütlemek üzere uyum yapmış emici hayvanları ve konakçılarının besinleri içinde yüzen ve bunları doğrudan vücut yüzeyinden absorbe eden parazitik hayvanları ve birhücrelileri içerebilir.

Mantarlar gibi, çoğu hayvanlar da yiyeceklerini, hücrelerinin zarlarından geçirmeden önce sindirmek zorundadırlar. Glukoz, gliserol, yağ asiti ve amino asitler gibi nispeten basit ve difüze olabilir bileşikler çoğunlukla doğada hazır bulunmazlar. Daha çok, besin materyali, polisakkaritler, yağlar ve proteinler gibi hidrolize edilmeleri gereken büyük moleküller halinde bulunurlar. Mantarların aksine, pek az hayvan, sindirim enzimlerini doğrudan besinlerinin üzerine salgılarlar (örümcekler ve bazı böcekler bu hayvanlar arasındadır. Avlarına sindirim enzimlerini enjekte ederler ve oluşan "çorbayı" içerler). Büyük çoğunluk, yiyecek parçalarını, içinde enzimatik aktivitenin meydana geldiği bir çeşit sindirim yapılarının içine alırlar. Bu yapı genellikle hücre dışındadır. Örneğin memelilerde, bu bölümde daha sonra göreceğimiz gibi, sindirim işlemi bağırsak kanalı içinde yer alır ve enzimatik yıkımla açığa çıkan besinler daha sonra çevredeki hücreler tarafından absorbe edilirler. Diğer bazı organizmalarda - özellikle protozoonlar - yiyecek, hücre tarafından fagositoz ya da benzeri bir olayla doğrudan alınır ve bir besin kofulu içinde sindirilir. Her ne kadar bu işlem ***hücre içi sindirim*** olarak sınıflandırılırsa da, besin materyali, gerçekte, sindirim tamamlanıncaya kadar geçe-



27.7 Nematotu yakalamış iki mantar
Dactylella drechsleri'nin yapışkan yumruları vardır (A). Bunlar, kendileriyle temas eden bir solucanı tutarlar (B). *Arthrobotrys dactyloides*'in, üç hücreden yapılmış halkaları vardır (C); bu üç hücre kapalı halkalar içinde düzgün olarak görülebilmektedirler. Bir solucan bir halkaya girdiği zaman, hücreler şişip girişi kaparlar ve solucan içeride tutulur (D).



27.8 Besinin *Amip* tarafından fagosite edilmesi Yalancıayaklar, avın (iki *Paramecium* hücresi) etrafında, tam bir koful oluşuncaya kadar ilerlerler.

meyeceği bir zar tarafından diğer hücresel materyalden ayrılır. Böylece, hücre dışı ve hücre içi sindirim, karmaşık besinlerin bir zardan geçmeden önce sindirilmesi açısından benzerlik gösterirler.

Her ne kadar beslenme gereksinimleri ve sindirimin temel işlemleri, birhücrelilerde ve solucandan insana kadar bütün hayvan çeşitlerinde temelde aynıysa da, bu hayvanların vücut planları o kadar büyük bir çeşitlilik gösterir ki, besinin işlenmesinde rol alan yapılar ve işlenme ayrıntıları genellikle çok farklıdır. Aşağıdaki bölümlerde, birhücrelilerde ve çeşitli hayvanların sindirim mekanizmalarını kısaca inceleyeceğiz.

BİRHÜCRELİLERİN BESİN ELDESİ

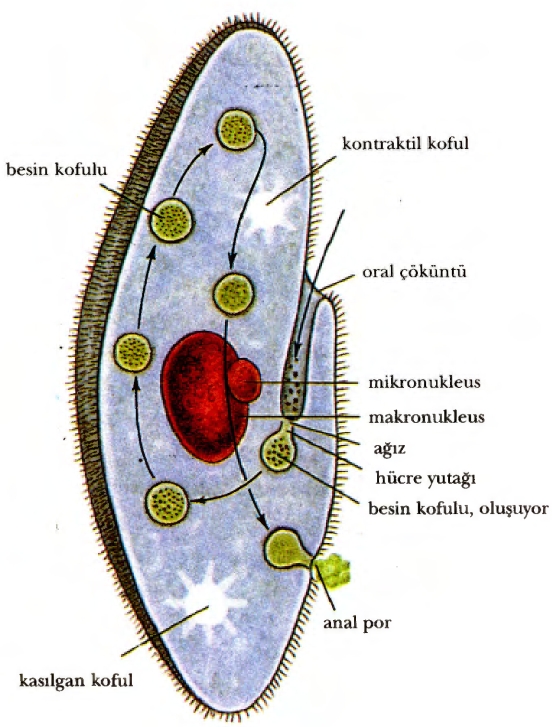
Birhücreliler hemen her zaman çok hücreli olan hayvanlarınkinden bariz olarak çok farklı bir vücut planına sahip olduklarından, bunların besin almada gösterdikleri uyumlar oldukça farklıdır. Bu farklılıklar gerçekten önemlidir. Fakat benzerlikler genellikle daha çarpıcıdır ve farklılıklardan daha fazla ilgi çekerler.

Önce, sitoplazması bir yöne doğru aktıkça, kol benzeri yalancıayaklar çıkartan ya da içeri çeken ve bu nedenle de sürekli olarak şekil değiştiren bir amibe göz atalım (Bakınız Şekil 5.24, sayfa 144). Bir amip, yakındaki bir besin tarafından uyarıldığında, yalancıayaklardan bir kısmı besinin çevresini sararlar ve onu tamamen kuşatırlar. Fagositoz adı verilen bu olayda besin tamamen sitoplazma içine çekilir ve daha sonra sindirime uğrayacağı bir ***besin kofulu*** içine yerleştirilir (Şekil 27.8). Amip, özelleşmiş ve kalıcı bir sindirim sistemine sahip olmayan birhücrelilere güzel bir örnektir. Bunların geçici besin kofulları, yüksek organizasyonlu hayvanların hücredışı sindirim sistemlerinin -örneğin omurgalıların bağırsaklarının- işlevsel analoglarıdır.

Sillilerin özelliği, vücut yüzeyini saran, saç benzeri siller bulundurmalarıdır. Diğer bütün protozoonlar gibi, genellikle birhücreliler olarak anılırlar. Her ne kadar, gerçek hücresel birimlere bölünme göstermezlerse de, daha karmaşık yapılı silliler, çok hücreli organizmalarda görülen hücre içi özelleşmelerinin çoğuna sahiptirler. Bu nedenle, daha önce gördüğümüz gibi, birçok biyolog bunlara birhücreli demek yerine aselüler demeği tercih eder. Amiplerin aksine, karmaşık bir silli olan *Paramecium*, yani terliksi hayvan, beslenmede

işlev yapan kalıcı bir yapıya, bir organele sahiptir (Şekil 27.9). Besin parçacıkları, sillerin haraketiyle oluşturulan su akıntılarının yardımıyla, bir ***ağız çöküntüsü***ne, hücrenin bir tarafında konumlanmış bulunan silli bir kanal, aracılığıyla sürüklenirler ve buradan da daha aşağıdaki bir ***sitofarinks***e, yani ***hücre yutağı***na taşınırlar. Besinler sitofarinksin alt ucunda biriktikçe, çevresinde bir besin kofulu oluşur. Sonuçta bu koful bulunduğu yerden ayrılarak hücrenin anteriyor (ön) ucuna doğru hareket etmeye başlar. Kofulun içine sindirim enzimleri salgılanır ve sindirim başlar. Sindirim ilerledikçe, oluşan ürünler (basit şekerler, amino asitler, vb.), kofulun zarından difüzyonla sitoplazmaya geçerler ve koful yeniden hücrenin posteriyor (arka) ucuna doğru ilerlemeye başlar. Koful, hücrenin ince, özelleşmiş bir bölgesine, anal deliğe, ulaşınca buraya tutunur ve parçalanır. Böylece, egzositoz yoluyla sindirilmemiş atıklar hücre dışına atılır. Koful sadece bir sindirim bölmesi olarak işlev görmez, aynı zamanda yer değiştirme hareketi sayesinde, sindirim ürünlerinin hücrenin tüm bölgelerine dağılmasına da yardımcı olur.

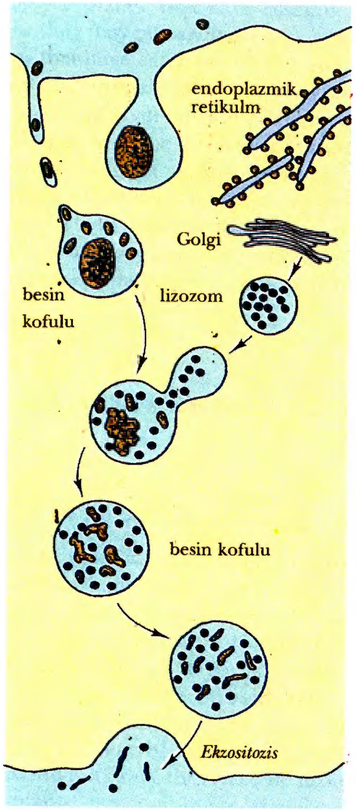
Hem amiplerde hem de *Paramecium*da, besin kofulu içine sindirim enzimlerinin salgılandığını söyledik. Fakat eğer bu güçlü enzimler, polisakkaritleri, yağları, proteinleri ve nükleik asitleri parçalayabiliyorlarsa ve hücrenin kendisi de bu bileşiklerden yapılmış olduğuna göre, nasıl oluyor da hücre kendisi zarar görmeden bu enzimleri içinde barındırabiliyor? Buna, kısmen Bölüm 5'de cevap verilmişti. Sindirim enzimleri, lizozom adı verilen ve hem bu enzimlere karşı geçirgen olmayan hem de bunların hidrolitik etkilerine dirençli bir zarla çevrili veziküller içinde tutulmaktadır. Sindirim enzimleri ribozomlarda sentezlendikten sonra endoplazmik retikulum yoluyla Gol-



27.9 *Paramecium*'da sindirim döngüsü
Sitofarinksin aşağı ucunda bir besin kofulu oluşur. Bu, daha sonra buradan koparak hücrenin ön ucuna doğru hareket eder. Bu sırada, kofulun içine sindirim enzimleri salgılanır. Sindirim meydana gelir ve sindirim ürünleri sitoplazmaya geçerler. Koful, daha sonra arka uca doğru ilerler, anal deliğe tutunur ve sindirim atıklarını dışarı boşaltır. Hareketi sırasında, koful, çeşitli büyüklük ve görünüş değişiklikleri geçirir.

gi aygıtına taşınmakta ve burada bir zarla çevrelenip lizozomlar oluşturulmaktadır. Bir besin kofulu (bazen fagozom da denir) oluştuğunda bir lizozom bununla birleşir (Şekil 27.10) ve böylece oluşan sindirim kofulu içinde besinler ile sindirim enzimleri karışırlar. Daha önce gördüğümüz gibi, bu koful hücre içinde dolaşır, sindirim ürünleri absorbe edilirler ve en sonunda sindirilmemiş materyal, egzositozla hücreden atılır.

Her ne kadar lizozom aktivitesinin bu tanımı birhücrelilerdeki sindirim için yapılmışsa da, her hayvan hücresindeki hücre içi sindirim için de aynen geçerlidir.



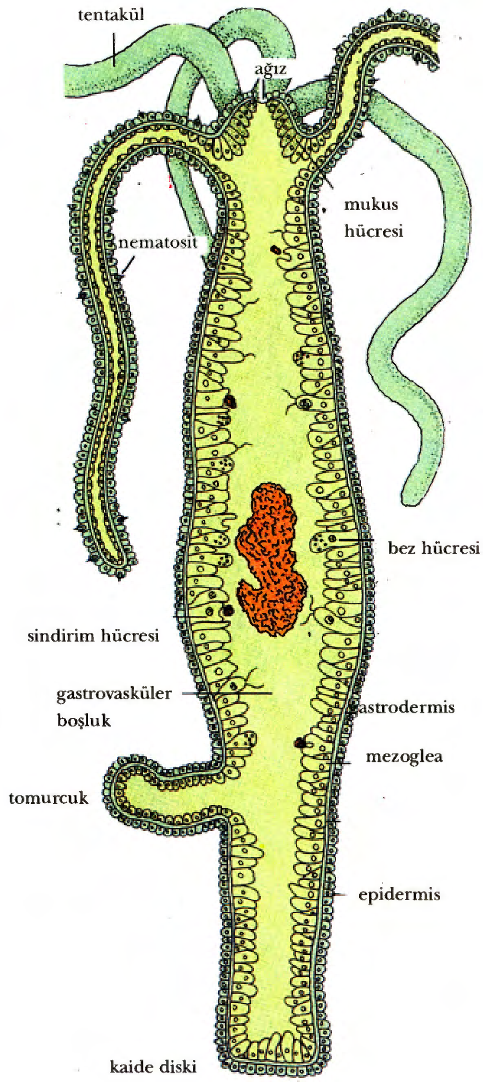
27.10 Hücre içi sindirimde lizozomların rolü Hücre içine giren besin materyali (kahverengi), bir besin kofülü içine alınır. Koful, sindirim enzimleri içeren bir lizozomla birleşir. Sindirim, böylece oluşan yapı (sindirim kofulu) içinde meydana gelir ve sindirim ürünleri koful zarını geçip dışarı çıkarlar. Koful, en sonunda hücre zarıyla birleşip parçalanır ve böylece sindirim atıklarını hücre dışına atar.

SÖLENTERLERDE BESİN ALINMASI

Çok hücreli organizmaların evrimleşmesiyle birlikte, hücrelerin özelleşmesinde de buna uygun bir evrimleşme olmuş ve hücreler arasında iş bölümüne gidilmiştir. Sölenterler, bu fenomenin karşılaştırmalı olarak basit bir örneğini oluştururlar. Radyal olarak simetrik olan bu hayvanlar, aralarında mezoglea adı verilen jelimsi bir tabaka bulunan iki temel hücre tabakasının oluşturduğu kese benzeri bir gövdeye sahiptirler (Şekil 27.11). Dıştaki tabakanın hücreleri, koruyucu ve duyu epiteli gibi görev görürken, gastrodermis de denilen iç tabaka hücrelerinin işlevi ise beslenmeyle ilgilidir. Her iki tabakadan da bazı hücreler kas iplikleri, diğer bazıları da sinir hücreleri olarak özelleşmişlerdir. Bu kese benzeri gövdenin ortasındaki boşluk, bir sindirim boşluğu olarak görev görür. Dışa sadece bir açıklığı vardır ve bu da hareketli uzantılarla çevrilmiştir. Bu tip, hem besin almada hem de atıkları dışarı atmada görevli bir tek açıklığı bulunan bir sindirim boşluğuna ***gastrovasküler boşluk*** adı verilir.

Sölenterler kesinlikle karnivordurlar. Uzantıları içine gömülü durumda, çok sayıda iğneli ***nematosist***'leri vardır (Şekil 27.12). Her nematosist, bir kapsül içinde kıvrılmış, ince uzun ve içi boş bir iplikten oluşmuştur. Kapsülün de dışa doğru uzanan ince bir kıl benzeri tetiği bulunur. Sölenterin bir avı bu tetiğe temas ederse, nematosist harekete geçer, kıvrımlı iplik ters yüz olur, bunun yüzeyindeki kancalar açılır ve ya avın gövdesine saplanır ya da yapışkan kıvrımlarının dolaşmasını sağlar. Nematosistler, aynı zamanda avını felç eden bir zehir de fışkırtırlar. Sölenterler, daha sonra, bir uzantısıyla avını sarar ve eğer av hala mücadeleyi sürdürüyorsa komşu uzantılar da işe karışır. Uzantılar artık hareketsiz kalmış olan avı ağıza doğru çekerler, ağız geniş biçimde açılarak avı içine alır. Besin sindirim boşluğuna girince, boşluğa gastrodermal hücreler tarafından sindirim enzimleri salgılanır ve hücredışı sindirim başlar. Sölenterlerde, geniş ölçüde proteinlerle sınırlı olan bu hücredışı sindirimde, proteinler amino asitlere kadar parçalanmazlar. Besin, küçük parçalara ayrılır ayrılmaz, gastrodermal hücreler bunları fagositozla alırlar ve sindirim, sindirim kofullarında hücreiçi olarak tamamlanır. Sindirilmeyen atıklar gastrovasküler boşluktan, ağız yoluyla dışarı atılır.

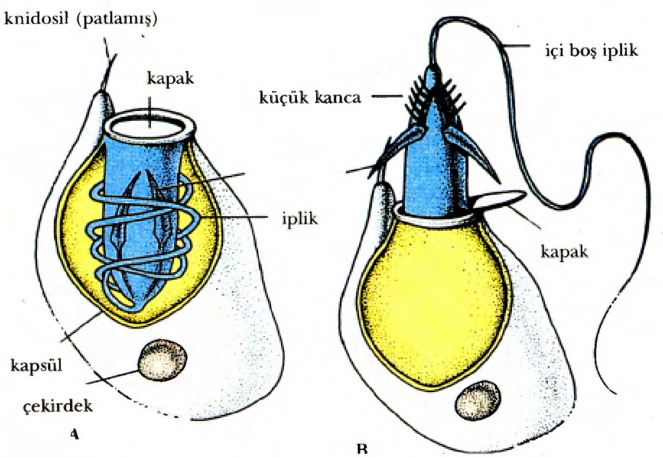
Eğer fagositoz ve hücre içi sindirim zaten yer alacaksa, ek bir hücre dışı sindirim işleminin evrimleşmiş olmasının ne gibi bir uyum avantajı sağlıyor olduğu sorusunu sorabiliriz. Neden sölenterler de, birhücrelilerde olduğu gibi sadece hücre içi sindirimle yetinmiyor-



27.11 Gastrovasküler boşluğu görünen bir hidra
Boşlukta besin materyali (kırmızı) bulunur. Vücut duvarında bulunan mezoglea tabakası, diğer bazı sölenterlerde daha geniş olarak gelişmiştir.

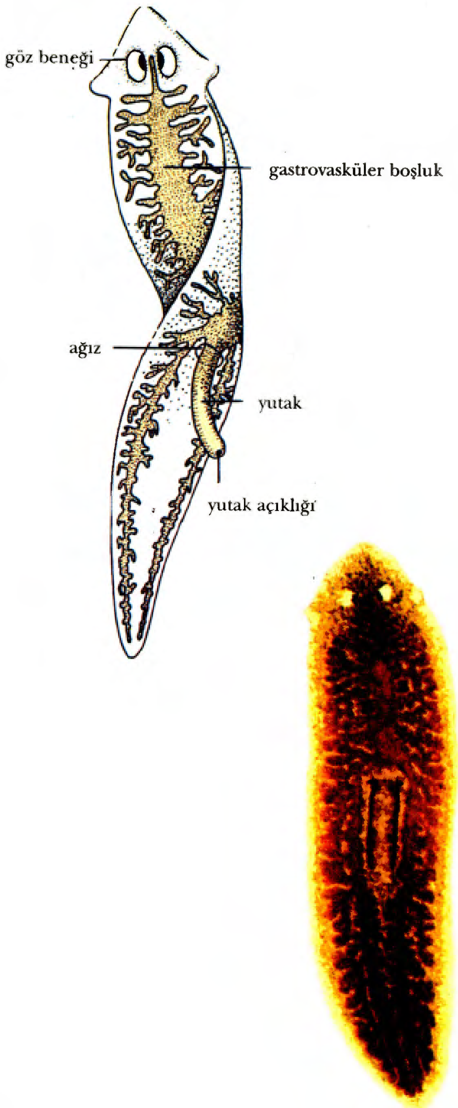
lar? Hücre içi sindirimdeki sorun, organizmanın başedebileceği besinin büyüklüğünün ciddi biçimde sınırlı olmasıdır. Hücre dışı sindirim çok daha büyük besinlerin, hatta çok hücreli organizmaların da avlanabilmesine olanak sağlar. Çok hücreli hayvanlarda hücredışı sindirim bir istisna olmaktan çok bir kuraldır.

Böylece görmüş olduk ki, sölenterler, avın yakalanmasına ve sindirilmesine yönelik çeşitli ilginç evrimsel uyumlar sergilemekteler.



27.12 Nematosist
Nematosistler, knidoblastlar adı verilen özelleşmiş hücrelerde bulunan organellerdir. Harekete geçmeden önce (A) ve harekete geçtikten sonra (B) gösterilen bu nematosist örneği, bir düzineden fazla genel morfolojik tipten sadece birini temsil etmektedir. Küçük kancalar, harekete geçmeden önce kendi içine katlanmış olarak duran içi boş bir ipliğin kısımlarıdır. Nematosistlerin çoğu, sadece tetik aynı anda iki yolla uyarılınca harekete geçer- örneğin bir temas ve ava özgü kimyasallarla karşılaşma. Patlayan nematosist, büyük kancayı hedefe doğru iter ve bu hedefe çarpıktan sonra içi boş iplik ters yüz olur ve küçük kancalar açığa çıkarak hedefe saplanırlar. İpliğin geri kalanı benzer biçimde hareket eder ve bundan çıkan zehir kurbanın gövdesine akıtılır. Denizanasının acı veren haşlamasının nedeni budur.

Hücresel özelleşme ve iş bölümünün bir sonucu olarak, bazı hücreler -gastrodermisin hücreleri- organizmanın bütünü için sindirim görevini yürütürler. Sindirim ürünleri, gastrodermal sindirim hücrelerinden, koruma, hareket ya da uyarıyı alma gibi işlevler için özelleşmiş diğer hücrelere dağıtılırlar. Sölenterlerın gövdesi nispeten küçük olduğundan ve hiçbir hücre gastrodermal tabakadan fazla uzakta olmadığından bu dağıtım için özelleşmiş bir taşıma sistemine gerek duyulmaz.



27.13 Büyük ölçüde dallanmış gastorvasküler boşluk ve dışarı doğru uzanmış yutağı görülen bir planarya

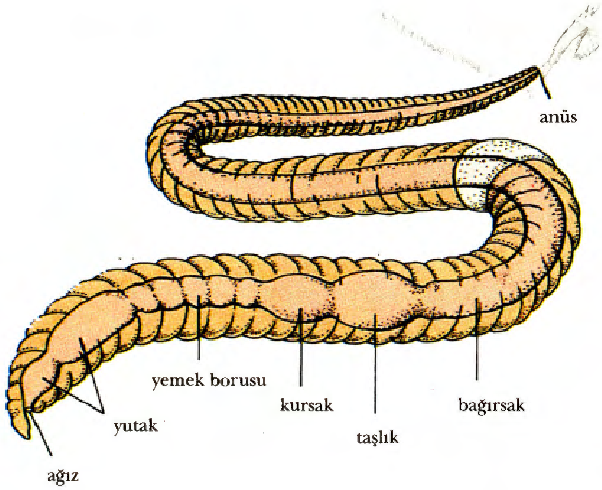
YASSISOLUCANLARDA BESİN ALINMASI

Radyal simetriye sahip sölenterlerin aksine, platihelmintler ya da yassısolucanlar, bilateral simetri gösterirler. Belirgin ön ve arka uçları ile belirgin sırt ve karın yüzeyleri vardır. Gövdeleri üç iyi gelişmiş doku tabakasından oluşmuştur. Bir çok yassısolucan diğer hayvanlar üzerinde parazit olarak yaşarken, bazıları bağımsız yaşarlar. Biz önce bu gruba göz atacağız ve bunu yaparken de planarya denilen yassısolucanları örnek olarak kullanacağız (Şekil 27.13).

Bir planaryada, karın tarafında ve gövdenin ortasına yakın yer alan ağız, kaslı bir boru yapısındaki yutağa açılır. Planarya bu yutağı doğrudan avına doğru uzatabilir. Yutak, bir gastrovasküler boşlukta sonlanır ve bu boşluğun dışarıya sadece bir açıklığı vardır. Bu boşluk, her ne kadar sölenterlerdekine benzer biçimde işlev görürse de, hayvanın tüm vücudu boyunca ince dallanmalar gösterir. Gerçekten de adına uygun olarak, gastrovasküler işlev görür; yani hem sindirim yapar hem de besini gövdenin her yerine taşır (*gastro* mide, vasküler ise damar anlamına gelir). Bu yoğun dallanmanın önemli bir başka işlevi daha vardır: boşluğun emici (absorpsiyon) yüzeyini büyük ölçüde arttırır. Daha önceki bir bölümde gördüğümüz gibi, organizmaların büyüklüğü, özellikle hacmi arttıkça yeterli bir emme yüzeyi önemli bir sorun haline gelir. Deniz algleri (**kelp**) ve sölenterler, bu sorunu ince, yassı ya da içi boş bir yapıyı koruyarak aşarlar. Böylece, hemen tüm hücreler besin maddeleriyle doğrudan temas halindedirler. Yüksek bitki ve hayvanların daha kompakt gövde yapıları nedeniyle hem madde değiş tokuşu için geniş yüzey alanı oluşturan sistemlere hem de bu özelleşmiş dokular tarafından emilen maddelerin gövdenin diğer bölgelerine taşınmasına gereksinim duyulur. Büyük ölçüde bölünmüş emici yüzeylerin evrimleşmesiyle, organizmalar geniş bir toplam yüzey alanını oransal olarak küçük bir boşlukta yoğunlaştırabilmişlerdir. Bitkilerin kök tüyleri ile planaryanın dallanmış gastrovasküler boşluğu bunun örnekleridir. Bu ve daha sonraki bölümlerde daha birçok örnekle karşılaşacağız.

Planaryanın gastrovasküler boşluğunda bir miktar hücre dışı sindirim meydana gelirse de, besin parçacıklarının çoğu gastrodermal hücreler tarafından alınırlar ve hücre içinde sindirilirler.

Yassısolucanların bir sınıfına ait olan bağırsak solucanları, diğer hayvanların sindirim kanalında yaşayan parazitler olarak o kadar özelleşmişlerdir ki, evrimsel süreç içerisinde kendi sindirim sistemlerini kaybetmişlerdir. Bu hayvanlar, sürekli olarak konakçının sindirim ürünleriyle temastadırlar ve kendileri hiçbir sindirim aktivitesi göstermeden bunları absorbe edebilirler. Evrimsel adaptasyonlar içinde bazı yapıların kaybedilmesi, yeni yapıların kazanılması ya da mevcut yapıların yeni işlevler kazanması vardır.





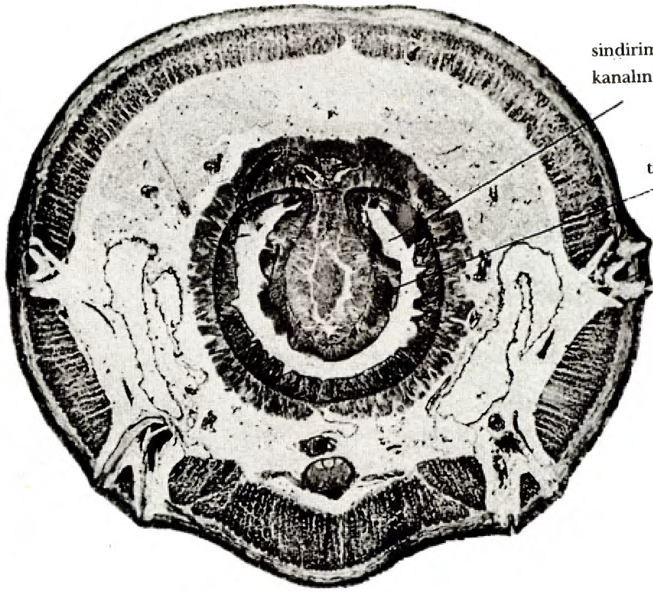
27.14 Bir topraksolucanının sindirim sistemi

TAM BİR SİNDİRİM KANALINA SAHİP HAYVANLAR

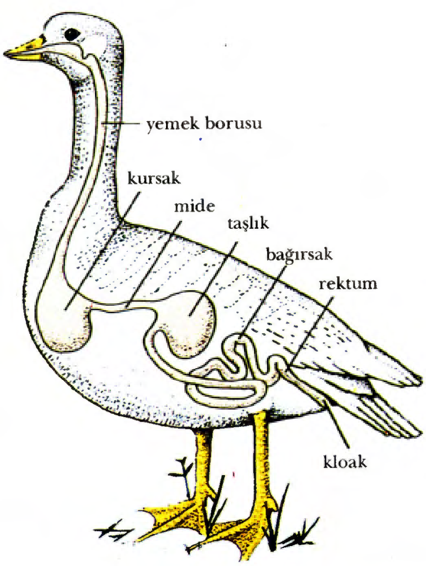
Sölenterlerin ve yassısolucanların yukarısındaki hayvanlar ***tam bir sindirim kanalına***, yani iki açıklığı, ***ağız*** ve ***anüs***, bulunan bir kanala sahiptirler. Böyle bir sistemin, bir gastrovasküler boşluğa karşı avantajları çok açıktır. Artık vücuda giren besinler ve vücuttan atılan atıklar aynı açıklıktan geçmek zorunda değillerdir. Bunun yerine, besinler, her biri farklı bir işlev için özelleşmiş bir dizi bölmelere ayrılmış olan bir boru sistemi içinde, tek yönde hareket edebileceklerdir. Besinler bu sistem içinde yol alırken, her bölmede farklı bir işleme tabi tutulacaklardır. Bu bölmeler besin kütlesinin mekanik parçalanması, geçici depolama, enzimatik parçalama, sindirim ürünlerinin emilmesi, suyun geri emilmesi, atıkların depolanması gibi çeşitli işlevler için özelleşmişlerdir. Genel sonuç ise, bir yandan çok daha verimli bir sindirim sisteminin, bir yandan da farklı hayvanlara uyan özel evrimsel modifikasyonlar için bir potansiyelin oluşmasıdır.

Topraksolucanının sindirim sistemi, özelleşmiş bölmelere ayrılmaya iyi bir örnektir (Şekil 27.14). Toprakla karışmış, çürümekte olan organik madde biçimindeki besin, kaslı bir bölme olan **farinksin**, yani yutağın, emme hareketi sonucunda ağıza alınır. Kısa bir iletim yoluyla ağızdan farinkse geçen besin, **özefagus,** yani yemek borusu denilen bir bağlantı kanalına, oradan da nispeten ince bir duvara sahip olan ve bir depolama bölmesi olarak işlev gören **kursağa** iletilir. Bundan sonra, kalın kaslı duvarları olan bir bölmeye, **taşlığa** iletilir. Burada, küçük taşların da yardımıyla besin kütlesi öğütülme işlemine tabi tutulur. Pulverize edilmiş ve su içinde suspanse haldeki besin, uzun bir **bağırsağa** iletilir; burada enzimatik sindirim ve absorpsiyon meydana gelir. En son olarak da, bağırsağın sonlarında, sindirim işlemine katılmış olan suyun bir kısmı geri emilir ve sindirilmemiş atıklar anüs yoluyla vücut dışına atılır.

Topraksolucanlarının hücre dışı sindirim yaptıklarına dikkat ediniz. Bağırsağın epitel tabakasındaki bez hücreleri bağırsak boşluğuna hidrolitik enzimler salgılarlar ve sindirimin son ürünleri -basit ya-



27.15 Bir topraksolucanında bağırsağın enine kesitinin fotoğrafı
Bağırsak boşluğuna doğru uzanmış olan tiflozol, besinlerin absorpsiyonu için gerekli yüzey alanını büyük ölçüde arttırır.



27.16 Bir kuşun sindirim sistemi
Mekanik parçalama bölmesi (taşlık) midenin arka tarafına yerleşmiştir.

pı taşı bileşikleri- absorbe edilir. Burada yüzey alanı sorunu tekrar kendini gösterir. Düz bir borusal sindirim sisteminin toplam iç yüzeyi, topraksolucanı büyüklüğünde bir hayvanın toplam hacmi gözönüne alındığında yetersiz kalacaktır. Gerçekte, bir topraksolucanının bağırsağının içi düz bir boru değildir (Şekil 27.15). Tiflozol adı verilen büyük bir dorsal kıvrım, aşağıya, sindirim boşluğu içine doğru uzanır ve bağırsağın dış boyutlarını aşırı büyütmeksizin besinle temas eden emici yüzeyin alanını büyük ölçüde arttırır. Dolayısıyla, tiflozol, yüksek bitkilerdeki kök tüylerine ve planaryanın gastrovasküler boşluğundaki dallanmalara işlevsel olarak analogtur.

Gördük ki, hücre dışı sindirim, büyük besin parçalarını yemeğe yönelik bir uyumdur. Bu sindirim şeklinde topraksolucanının taşlığı en önemli yapıdır. Besin kütlesinin mekanik yıkımı hayvanlar arasında yaygındır ve bu amaca yönelik çeşitli yapılar evrimleşmiştir. İnsanlarda, besin, dişler tarafından parçalanır ve öğütülür. Birçok sümüklüböcekte, sert dişler içeren bir farenjiyal damak vardır. Radula adı verilen bu yapı sayesinde, bu hayvanlar büyük besin kütlelerinden küçük parçacıklar kopartabilirler. Katı besinlerle beslenen hamamböcekleri ve daha birçok böcekte, topraksolucanının taşlığına benzeyen bir bölme (proventrikül) bulunur. Bunun tek farkı, iç duvarında sert çıkıntılar ve dişler bulunmasıdır. Öğütücü ya da çiğneyici yapıların, insanda olduğu gibi, sindirim kanalının başlangıcında bulunması gerekmez. Hem topraksolucanlarında hem de sümüklüböceklerde öğütücü bölüm kursaktan sonra gelir ki, bu, bazı yönlerden bizim midemize benzerlik gösterir ve önce mekanik parçalanma sonra depolama yerine, önce depolama sonra mekanik parçalama gelir. Benzer bir düzenleme, bazı omurgalılarda dahi bulunur. İçinde taşlar ve çakıllar (daha çok kumtaşı denir) yardımıyla sert besinlerin öğütül-



A



B



C

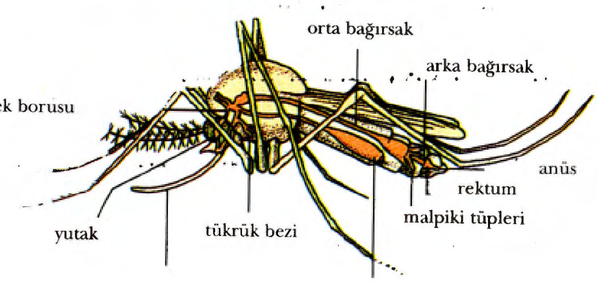
27.17 Süzerek besin alınımında kullanılan yapılar (A) Bir Atlantik balinasının (besinlerini süzerek alan balinalardan biri) üst çenesinden sarkan iplikçikler. Bu iplikçikler, balinanın ağzını suyla doldurmasına ve bu sudan, başta karides ve küçük balıklar olmak üzere, besinini oluşturan organizmaları süzmesine olanak sağlarlar. (B) Çok daha küçük bir ölçekte, bir sivrisinek larvasının izole besin fırçası. Bunun hareketi, suyun ağıza doğru akmasını sağlar. (C) Sivrisinek larvasının yutağındaki tarağın oldukça büyütülmüş bir kısmı. Bu da sudan besin partiküllerini süzer.

düğü kuşların kaslı taşlığı, daha az özelleşmiş midenin arkasında yer alır (Şekil 27.16).

Karmaşık çok hücreli hayvanların hepsi büyük besin parçaları yemezler ve özel çiğneme yapılarına sahip değillerdir. Kan emici ya da bitkilerin özsuyunu emici böcekler gibi bazı hayvanların besini sıvıdır. Bazıları da ***süzerek beslenir***ler ve sudan küçük organik madde partiküllerini süzerler. İstiridyeler ve daha birçok yumuşakça, solungaçlarındaki ince porlarda suyu süzerler; mikroskopik besin parçacıkları, solungaçlar boyunca akan mukus içinde tutulurlar, ağıza girerler ve kamçı hareketi yapan siller yardımıyla yollarına devam ederler. Bu tip yumuşakçalarda, mikroskopik besinlerle beslenen hayvanlarda beklenebileceği gibi, büyük ölçüde hücre içi sindirim yapılır.

Sivrisinek larvaları da süzerek beslenirler (Şekil 27.17B-C). İçinde yaşadıkları sudaki bakterileri ve diğer küçük organik madde partiküllerini yerler. Larvanın ağzının yakınındaki iki küçük, kılla kaplı fırça, dairesel kepçe hareketi yaparak ağıza doğru su akıntıları oluştururlar. Partiküller ve su, birlikte ağıza ve oradan da yutağa girerler. Eğer larva, suyun tamamını yutacak olursa, vücut sıvılarının tuz ve su dengesi ciddi biçimde bozulacaktır. Bunun yerine, su, yutakta elimine edilir ve besin partikülleri süzülür. Yutak duvarındaki kaslar kasılarak suyun iki küçük kanaldan dışarı atılmasını sağlar. Bu kanallardaki ince taraklar, suyla birlikte hareket eden besin partiküllerini tutarlar ve larva, kalan besin kümesini yutar.

İstiridyeler ve sivrisinek larvaları, süzerek beslenenlere, pek çok olası örnekten sadece ikisidir. Günümüzün en büyük omurgalılarından bazıları -bazı balina türleri- süzerek beslenirler. Bunlar, ağızlarına aldıkları büyük miktarlardaki sudan küçük planktonik bitki ve hayvanları süzerler (Şekil 27.17A).



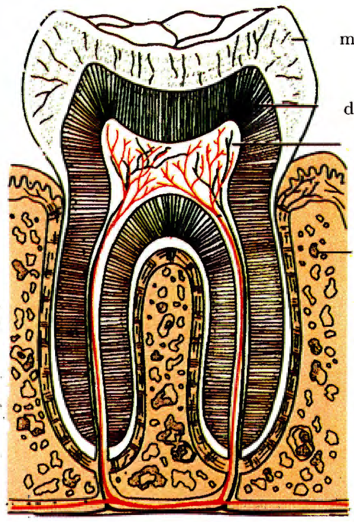
27.18 Erişkin dişi sivrisineğin, geniş dallanma gösteren sindirim sistemi

Besin depolama bölmeleri Topraksolucanına geri dönelim ve bunun, daha önce, besin depolamada görev yaptığını söylediğimiz bir başka özelleşmiş bölmesini, kursağını inceleyelim. Bir an düşünürsek, bir depo bölmesinin işlevsel önemi ortaya çıkacaktır. Böyle bir yapı, hayvanın, yiyecek bulduğunda bunu kısa bir sürede almasını, daha sonra güven içinde yemesini ve makul bir süre içinde de sindirmesini sağlar. Böyle kesintili bir beslenme, hayvanın zamanının çoğunu, saklanma, eş arama, çiftleşme, kuluçkaya yatma ve bazı durumlarda da yavrusuna bakma gibi, beslenme dışı aktivitelere ayırmasına olanak sağlar. Bizim kendi midemizin bir depo organı olarak işlevi, topraksolucanının kursağıyla analogtur ve günde sadece üç ya da dört yemek yiyip, zamanımızın geri kalanını başka işler için ayırabilmemizi sağlar. Cerrahi olarak midesi uzaklaştırılan insanlar yaşamlarını sürdürebilirler; fakat bir oturuşta ancak küçük miktarlarda yiyebilirler ve dolayısıyla daha sık yemek zorundadırlar. Yüksek hayvanların büyük çoğunluğunun kesintili beslenmeye yönelik uyumlar evrimleştirmiş olmaları ve böylece çeşitli davranışlar göstermek için vakit kazanmaları şaşırtıcı değildir.

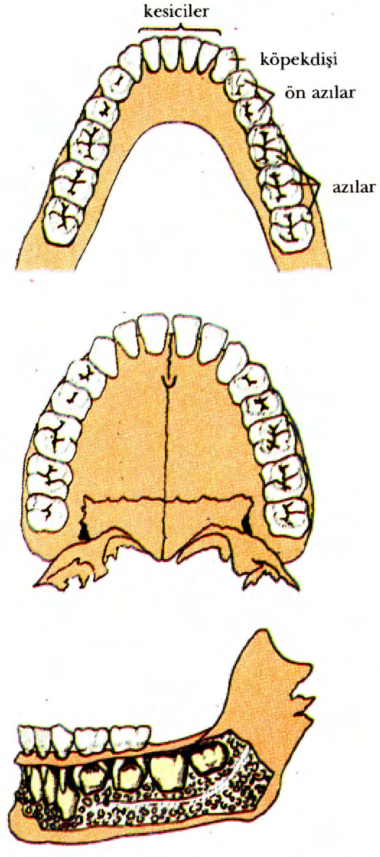
Kesintili beslenme, sıklıkla, beslenme olayının kendisinde de uyumsal avantajlarla sonuçlanır. Metabolik aktivitesini korumak için sürekli yemek zorunda olan bir hayvan, daha uzaktaki yeni besin kaynaklarını bulmak için ya da mevcut besin kaynağı tükendiğinde daha fazla avlanmak için zaman bulamayacaktır. Kısaca, sınırsız ve sürekli bir besin kaynağı içinde yaşamak zorunda kalacak; aksi taktirde kısa sürede ölecek ya da hareketsiz kalacaktır.

Böyle bir durum, bağırsak solucanları, nematotlar ve depolama yetenekleri bulunmayan diğer bazı hayvanlar için geçerlidir. Bunlar besinle sürekli olarak temasta olmak zorundadırlar. Bununla birlikte, bu hayvanların başarısız ya da iyi uyum sağlayamadıklarını varsaymak da hatalıdır. Bunların uzun evrimsel geçmişi ve bugünkü büyük sayıları bunu tersini kanıtlamaktadır. Bunlar sadece -ve başarılı olarak- farklı bir yaşam biçimine uyum yapmışlardır. Biyolojik başarı, yapısal karmaşıklıkla ya da belirli organlara sahip olmakla ölçülemez. Kursağı olan topraksolucanı da olmayan nematot da biyolojik bakış açısından ve hayatta kalabilme bakımından eşit ölçüde başarılıdırlar.

Farklı hayvan türlerinde farklı besin depolama organları bulunur. Birçok kuşta, yemek borusunun midenin önündeki kısmı genişleyerek, kursak adı verilen ve işlevsel olarak topraksolucanının kursa-



27.19 Bir insan dişinin iç yapısı
Kan damarları (kırmızı) ve sinirler pulpa girerler; fakat dıştaki daha sert tabakalara girmezler.



27.20 İnsan dişleri
(A) Erişkinde alt çene. (B) Erişkinde üst çene. (C) Çocukta alt çene. Süt dişlerinin altında, diş eti içinde ana dişler görülmektedir.

ğıyla analog olan ince duvarlı bir bölme oluşturmuştur (Şekil 27.16). Bazı kuşlar, kursaklarını yavrularına yiyecek taşımakta kullanırlar. Tohum, meyve, balık ya da bulabildikleri her yiyeceği kursağa doldurup yuvalarına uçar ve burada kursağı yavruları için boşaltırlar. Birçok hayvanda, depolama organları ucu kapalı kese ya da sindirim kanalından dallanan körkeseler şeklini almıştır. Buna güzel bir örnek, erişkin dişi sivrisineklerde görülür. Bu hayvanda, sindirim kanalının ön kısmından açılan ve arka kısımda seyrederek karın boşluğunun büyük bölümünü dolduran çok geniş bir körkese bulunur (Şekil 27.18). Dişi sivrisinek, uygun bir hayvana konar, derisini, uzun, iğne benzeri ağız parçalarıyla yarıp, körkese doluncaya kadar kan emer. Böyle tek bir kan yemeği, dişinin yumurtalarını bırakabileceği uygun bir yer bulma ve yumurtalarını bırakma gibi dört beş günlük bir işlemi tamamlaması için yeterlidir.

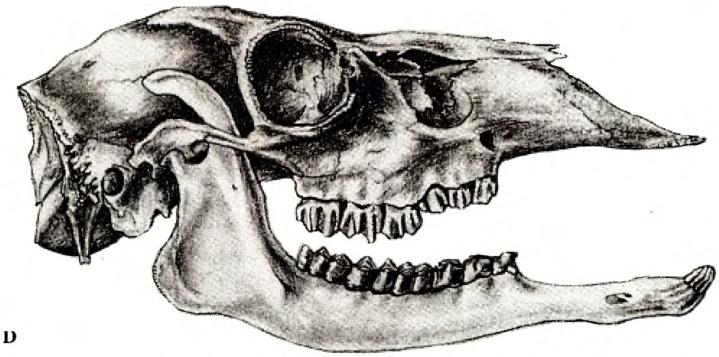
İNSANIN VE DİĞER OMURGALILARIN SİNDİRİM SİSTEMİ

İnsanın sindirim sisteminin yapısını incelemek, bir topraksolucanında kolaylıkla görülemeyecek genel ilkeler hakkında biraz fikir verirse de, kendimize ve kendi türümüze karşı duyduğumuz doğal ilgi, bizi, insan sistemlerini daha ayrıntılı olarak incelemeye zorlar.

Ağız boşluğu İnsan sindirim sisteminin ilk bölmesi, kuşkusuz ağız boşluğudur. Burada, besini ısırma ve çiğneme yoluyla mekanik olarak parçalayan dişler yer alır. İnsan dişinin iç yapısı Şekil 27.19'da gösterilmiştir. İnsanda, her biri farklı bir işleve uyum yapmış, çeşitli diş tipleri vardır (Şekil 27.20). Önde, dördü üst, dördü alt çenede olmak üzere, keski biçimindeki **kesiciler** bulunur. Bunlar ısırmakta kullanılırlar. Bunları daha sivri uçlu köpekdişleri izler. Bunlar her çe-



A B C



D

27.21 Farklı hayvanlarda dişlerin yapısı ve dizilişleri (A) Yılan: Çiğneme işlevi olmayan, ince, keskin, geriye kıvrılmış dişler (burada yılanın kafatası doğru orantıda gösterilmemiştir ve diğer üçüne göre büyüktür). (B) Kunduz (kemirici herbivor): Az sayıda; fakat çok büyük kesiciler, köpekdişi yok, düz, öğütücü yüzeye sahip küçük ve büyük azılar. (C) Köpek (karnivor): Büyük köpekdişleri, kesmeye ve parçalamaya uyum sağlamış küçük ve büyük azılar. (D) Geyik (herbivor): altı alt kesici (her iki tarafta üçer tane), üstte kesici yok (bunların yerini boynuzumsu diş eti almıştır); çok geniş öğütücü yüzeyi olan küçük ve büyük azılar. Kesicilerle küçük azılar arasındaki geniş açıklığa dikkat edin.

nede, her iki tarafta birer tane olarak yer almıştır ve besini parçalamak için özelleşmişlerdir. Erişkinlerde, her köpekdişinin arkasında iki ***küçük azı*** ve üç ***büyük azı*** dişi yer alır. Bunların yassı çıkıntılı yüzeyleri vardır ve besini öğütür ve ezerler. Bir çocuğun ilk dişleri, burada değinilenlerin hepsini içermez. İlk dişler (ya da süt dişleri), çocuk büyüdükçe kaybolur ve yerlerini diş eti içinde büyümekte olan kalıcı, dişlere bırakır (Şekil 27.20C).

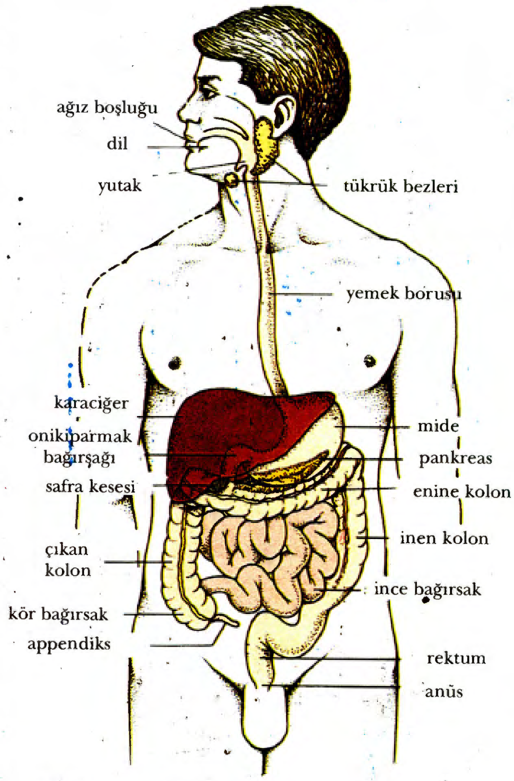
Farklı omurgalı türlerinin dişleri, çeşitli yollardan özelleşmiştir ve sayı, yapı, diziliş ve işlev bakımından insan dişlerinden oldukça farklı olabilir. Örneğin yılanların dişleri, çok ince ve keskindir (Şekil 27.21A) ve genellikle arkaya doğru kıvrılmışlardır. Yılanlar avlarını çiğnemek yerine bütün olarak yuttuklarından, dişleri mekanik parçalama değil, avı yakalama işini yaparlar. Kedi ve köpek gibi karnivor memelilerin dişleri, insanınkilerden daha sivridir (Şekil 27.21C). Bunların köpekdişleri uzundur ve küçük azılarının düz, öğütücü yüzeyi yoktur; daha çok kesmeye ve parçalamaya uyum yapmışlardır (bu hayvanların birçoğunda, daha arkadaki büyük azılar bulunmaz). Diğer yandan, inek ve at gibi herbivorlarda çok büyük, yassı küçük ve büyük azılar bulunur. Bunların yüzeyi karmaşık girinti çıkıntılar taşır. Bu hayvanların çoğunda köpekdişi bulunmaz.

Çiğnemeye uygun olmayan sivri uçlu dişler, yılan, köpek ve kedi

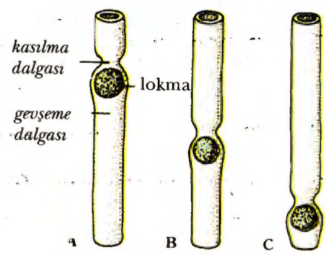
gibi et yiyicileri karakterize ederken, çiğnemeye iyi uyum yapmış geniş yassı dişler ot yiyicileri karakterize eder. Bu farklılık nasıl açıklanabilir? Bitki hücrelerinin bir hücre duvarı ile çevrili olduğunu hatırlayınız. Çok az hayvan selülozu sindirebilir; pek çoğu, yedikleri bitkilerin hücre duvarını parçalamak zorundadır. Hücre içeriklerinin sindirim enzimlerinden etkilenmesi ancak böyle mümkün olur. Et içindekiler de dahil, hayvan hücrelerinin çevresinde böyle bir sindirilemeyen zırh yoktur ve doğrudan sindirim enzimlerinin etkisine maruz kalırlar. Dolayısıyla çiğneme, karnivorlar için, herbivorlarda olduğu kadar gerekli değildir. Büyük bir olasılıkla köpeklerin besinlerini nasıl yutuverdiğini, buna karşın ineklerin ve atların çiğneme için ne kadar çok zaman harcadıklarını görmüşsünüzdür. Fakat karnivorların başka sorunları vardır. Bunlar, avlarını yakalamak ve öldürmek zorundadırlar ve bunun için de delmeye, kesmeye ve yırtmaya iyi uyum yapmış keskin dişleri vardır. Omnivor olan insanın dişlerinin özelleşme derecesi, yapısal ve işlevsel olarak, karnivorlarınki ile herbivorlarınki arasında bir yerdedir. Ve tahmin edebileceğiniz gibi, her türün çene kaslarının evrimleşmesi de dişlerde olduğu gibi, besin tipine büyük ölçüde uyacak biçimde olmuştur.

Ağız boşluğunun, dişlerle ilgili olanlardan başka işlevleri de vardır. Burada, besinin tadı ve kokusu alınır ki, bunlar besinin seçiminde büyük önemi olan işlevlerdir ve besin, çeşitli tükrük bezlerinden salgılanan tükrükle karıştırılır. Tükrük, besinin bir kısmını çözer ve ıslatır. Böylece, sindirim kanalının bundan sonraki kısımlarından geçmesini kolaylaştırır. İnsan tükrüğünde bulunan nişasta parçalayıcı bir enzim, enzimatik hidrolizi başlatır. Tükrükte, aynı zamanda, bir antimikrobiyel ajan olan tiosiyanat iyonu bulunur ki, bunun mikrop hücrelerine girmesini kolaylaştıran özel bir enzimle birlikte, ağıza giren potansiyel zararlı mikropların enfeksiyon yaratmasını önlerler.

Kas yapısındaki dil, çiğneme sırasında besini yönlendirir ve bolus adı verilen bir kütle, yani lokma oluşturmasını sağlar. Daha sonra yutmaya hazırlık olarak, bunu geriye, ***farinks,*** yani ***yutak*** ve ***özefagus,*** yani ***yemek borusu*** adı verilen uzun boruya doğru iter (Şekil 27.22; aynı zamanda Bkz. Şekil 28.19, s. 807). Yutak aynı zamanda, solunum yolunun bir bölümü olarak da işlev görür ve burada besin ile hava karışır. Dolayısıyla, yutma, bir dizi karmaşık refleksi içerir. Bunların sonucunda, burun geçitlerine ve trakeye açılan yollar kapatılır ve besin, yemek borusuna girmeye zorlanır. Bildiğiniz gibi, bu refleksler bazen düzgün sırada oluşmaz ve besin yanlış geçite girerek boğulmaya yol açar.

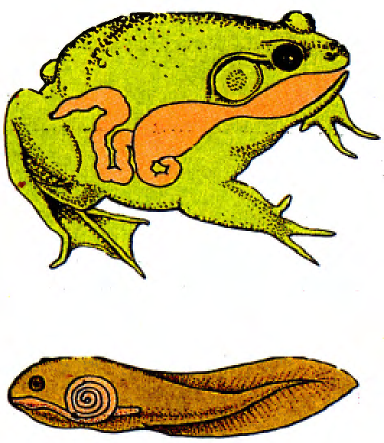


27.22 İnsan sindirim sistemi
Basıtleştirmek için ince bağırsak kısaltılmıştır.

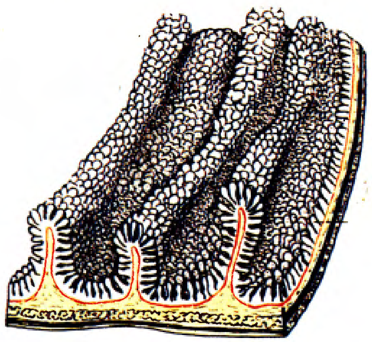


27.23 Peristalzis
Kas kasılma dalgası, lokmayı önüne alıp iter.

Yemek borusu ve mide Yemek borusu gırtlak ve göğüs boyunca aşağıya doğru inerek karın boşluğunun yukarısında mideye bağlanır (Şekil 27.22). Besin, yemek borusu boyunca aşağıya, ***peristalsis*** denilen kas kasılmalarıyla da itilerek, hızla iner. Yemek borusu duvarındaki dairesel kaslar, besin kütlesinin, hemen arkasında kasılarak onu ileri doğru iter (Şekil 27.23). Kütle ilerledikçe, temas ettiği kaslar da kasılır ve böylece kasılan bölge kütleyi izleyerek sürekli olarak ilerlemesini sağlar. Bu, yumuşak bir lastik boru içindeki topu, topun hemen arkasında boruyu ellerinde sıkıştırarak, boru içinde ilerletırnize benzer.



27.24 **Erişkin ve larva kurbağanın bağırsakları.** Larvanın kıvrımlı bağırsağı hayvanın büyüklüğüne göre, erişkin kurbağanınkinden çok daha uzundur.



27.25 **İnsan bağırsak duvarının uzunlamasına kesiti** İç yüzeyin üç kıvrımı gösterilmiştir. Her biri çok sayıda villus içerir ki, bunlar emici yüzey alanını büyük ölçüde artırırlar. Villuslar durağan değildir. Öne arkaya hareket edebilmelerini sağlayan düz kas fibreleri vardır. Bu hareket bir yemekten sonra artar.

Yemek borusuyla midenin birleştiği yerde ***sfinkter*** denilen özel bir kas halkası vardır. Bu, kasıldığı zaman midenin girişini kapatır. Normalde kapalıdır.· Böylece, sindirim sırasındaki mide hareketleriyle mide içeriğinin özefagusa geri dönmesini önler. Yemek borusu boyunca ilerleyen peristaltik kasılma dalgası kendisine ulaşınca açılır.

Mide, hafifçe sol tarafta, karnın üst kısmında, aşağı kaburgaların hemen altında yer alır. Büyük bir kas kesesidir ve daha önce gördüğümüz gibi, bir depo organı olarak işlev görür ve böylece kesintili beslenmeye olanak sağlar. Başka işlevleri de vardır. Kalın duvarları üç tabakadan oluşur: içte, bağ dokudan ve çok sayıda bez içeren prizmatik epitelden oluşan müköz zar, kalın bir orta kas tabakası ve dışta bağ doku. Kas tabakası enine, uzunlamasına ve çapraz uzanan fibreler içerir. Böylece, mide geniş bir hareket çeşitliliği gösterir. Besinle dolu olduğu zaman, güçlü kasılma dalgaları oluşur ve bu sayede besin karıştırılır ve büyük parçalar ufalanır. Bu yolla mide, dişlerin mekanik parçalanma hareketini tamamlamış olur. Midenin iç yüzeyindeki bezler çeşitli tiptedirler. Bazıları iç yüzeyi kaplayan mukus salgılar- bu nedenle midenin en iç tabakasına ***mukoza*** ya da mukus zar adı verilmiştir; diğer bezler, bir hidroklorik asit ve sindirim enzimleri karışımı olan ***mide sıvısını*** salgılarlar. Bu nedenle, enzimatik sindirim, insan midesinin üçüncü önemli işlevi olmaktadır.

İnce bağırsak Besin, mideyi çorba benzeri bir karışım halinde terkeder. ***Pilorik sfinkter*** yoluyla ince bağırsağa geçer. Burası sindirim kanalının, sindirimin ve absorpsiyonun en fazla meydana geldiği bölgesidir. İnce bağırsağın, mideye bağlı olan ilk kısmına ***duodenum*** denir (Şekil 27.22). Bunu, karın boşluğunun aşağı kısmında yer alan çok uzun ve kıvrımlı kısım izler. Erişkin bir erkekte ince bağırsağın uzunluğu yaklaşık 7 m, çapı ise 2-3 cm dir.

Farklı hayvanlarda ince bağırsağın uzunluğu ilginç varyasyonlar gösterir. İnce bağırsak, genellikle herbivorlarda çok uzun ve en kıvrımlı, karnivorlarda çok daha kısa, insan gibi omnivorlarda ise ikisinin arasında bir uzunluktadır. Bu farklılıklar, dişlerde olduğu gibi, selüloz hücre duvarlarından ötürü bitkisel besinleri sindirmedeki güçlükle ilişkilidir. Selüloz parçalansa bile, hücrelerin sindirilebilir kısımlarıyla karışır ve onları maskeleyerek sindirim enzimlerinden etkilenmelerini önler. Bu etkileşim bitkisel besinlerin sindirim ve absorpsiyon verimini, hayvansal olanlara göre azaltır. Dolayısıyla, uzun bir ince bağırsak avantaj sağlayan bir adaptasyondur; zira herbivorların, besinlerin maksimum miktarından yararlanmalarını sağlar. İnce bağırsağın gösterdiği adaptasyona çarpıcı bir örnek kurbağalarda görülür. Erginleşmemiş kurbağa ya da larva herbivordur ve uzun kıvrımlı bir ince bağırsağı vardır. Erişkin kurbağa ise kornivordur ve nispeten çok daha kısa bir ince bağırsağa sahiptir (Şekil 27.24).

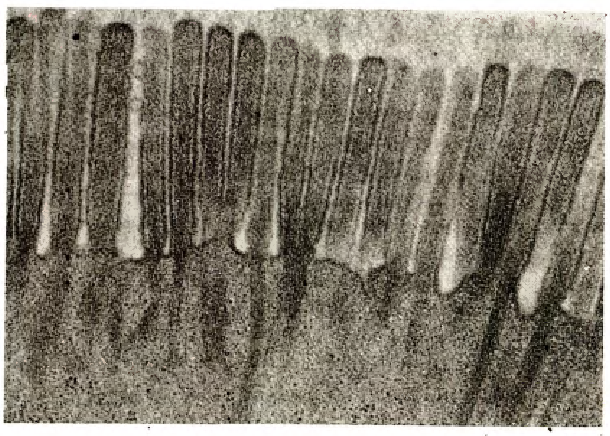
İnce bağırsak, sindirim ürünlerinin absorbe edildikleri yer olduğuna göre, emici yüzey alanını artırmaya yönelik özel yapısal adaptasyonlara sahip olmasını bekleyebiliriz. Tabi uzunluğu da burada rol oynar. Fakat iç yüzeyi ayrıntılı olarak incelendiği zaman, yüzey alanını, aynı uzunlukta ve çapta düz bir boruya göre önemli ölçüde artıran modifikasyonlar göze çarpar. Önce, bağırsağın iç yüzeyini döşeyen mukoza çok sayıda kıvrım ve çıkıntı içerir (Şekil 27.25 ve

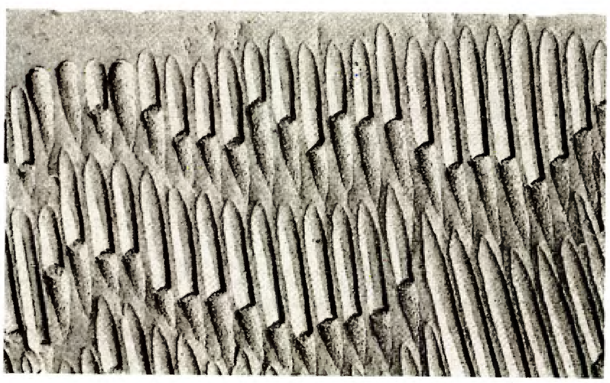
27.26). İkinci olarak, ***villi*** adı verilen, küçük, parmak biçimindeki çıkıntılar mukozanın yüzeyini kaplar. Üçüncü olarak da, kıvrımları ve villiyi kaplayan epitel hücreleri, sayılamayacak kadar çok sayıda ve sıkıca paketlenmiş uzantılar olan ***mikrovilli***'nin oluşturduğu bir fırça yüzeye sahiptirler (Şekil 27.27). Kıvrımların, villinin ve mikrovillinin oluşturduğu ince bağırsağın toplam iç yüzeyi inanılmaz derecede geniştir. Burada, tekrar, bitkilerin kök tüylerini ve mantarların rizoyitlerini düşünmemek mümkün değildir.

Bazı omurgalılar, emici yüzey alanını arttırmak açısından, insanda görülenlerden farklı adaptasyonlar gösterirler. Örneğin, çeka (caeca) adı verilen özel körkeseler ince bağırsağın ön ucundan dallanabilir. Birçok balıkta çeka pilorik bölgede bulunur. Bir başka örnek, bir çok ilkel balıkta ve köpekbalıklarında bulunan spiral kapaktır. Spiral kapak, bağırsak boyunca uzanan epiteliyel kıvrımdır. Bir marangozun, kılıfına sıkıca yerleştirilmiş matkap ucu gibi, bağırsak içinde bir spiral oluşturur. Tabanı da bağırsak duvarına tutunmuştur (Şekil 27.28). Besinler düz bir biçimde ilerleyemezler; bunun yerine kapağın spiralini izlemek zorundadırlar. Böylece, epitel yüzeyle çok daha fazla temas etmiş olurlar.

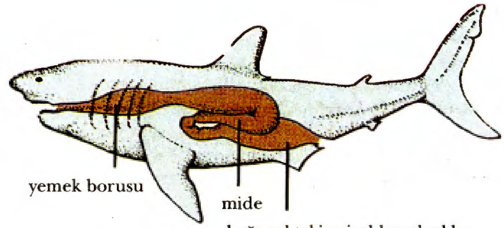


27.26 Calico bass bağırsağının, yoğun kıvrım gösteren enine kesiti

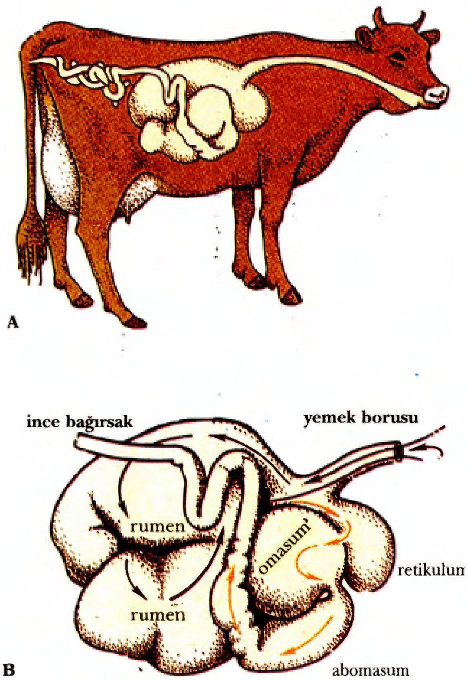




27.27 Bir kedinin bağırsağının içini döşeyen epitel hücresinin üzerindeki mikrovillinin elektron mikroskop fotoğrafı
Mikrovillinin ucunu kaplayan belirgin glikokalikse dikkat edin. Solda: Her mikrovillus içindeki mikrofilament (aktinden oluşmuş) demeti.
Alt solda: Birkaç sıra, çapraz, bağırsak mikrovillusunu gösteren **dondurma-kırma** kalıbı.
Freeze Fracture Images of Cells and Tissues, Richard L. Roberts, Richard G. Kessel, and Hai-Nan Tung, Oxford University, New York ©1991'den.



27.28 Bir köpekbalığının sindirim sistemi.
Bağırsaktaki spiral kapak nedeniyle, besinler sarmal bir yol izleyerek daha fazla yüzey alanıyla temas ederler.



27.29 Bir geviş getiren hayvanın sindirim sistemi. A) Çeşitli bölmeleri, yaklaşık doğru yerlerinde gösterilmiş bir inek. B) Besinin dört "mideden" geçerken izlediği ayrıntılı yol. Besin önce (koyu oklar) rumene ve retikuluma girer (çizimde sadece rumene girdiği gösterilmiştir) ve burada mikroorganizmalar tarafından sindirilir ve fermente edilir. Daha sonra, daha fazla çiğneme için ağıza getirilir ve tekrar yutulur ve yeniden rumene döner. Bu ikinci fazda oluşan sıvılar ve ince olarak ayrılmış partiküller, retikulumdan geçip, omasuma, oradan da gerçek mide olan abomasuma geçerler (soluk oklar).

Kalın bağırsak İnsanlarda, ince bağırsak ile onu izleyen kalın bağırsağın (kolon) bağlantı noktası, genellikle karın boşluğunun sağ aşağı bölgesinde yer alır. Çekum adı verilen kör bir kese, bağlantı bölgesinin yakınında kalın bağırsaktan çıkıntı yapar (Şekil 27.22) (gördüğünüz gibi, sindirim kanalının körkeselerinin çoğuna yerleri ve işlevleri büyük ölçüde farklılık gösterse bile, çeka adı verilir. Yukarıda belirtilen, balıkların pilorik çekası, ince bağırsak çıkıntılarıdır ve daha çok absorpsiyonda görev yapar. Buna karşın insan çekumu kalın bağırsağın bir çıkıntısıdır ve absorbsiyon işlevi yoktur). İnsanda, çekumun tepesinde, parmak şeklinde bir çıkıntı, apendiks bulunur. Bildiğiniz gibi, apendiks sıklıkla enfekte olur ve cerrahi müdaheleyle uzaklaştırmak zorunda kalınır.

İnsanlarda çekum küçüktür ve işlevsel olarak önemsizdir (çok eskiden, herbivor primat atalarımızdan kalan bir kalıntı olması çok olasıdır). Fakat bazı memelilerde, özellikle herbivor olanlarda büyüktür ve selülozu sindirme yeteneği olan birçok mikroorganizma (bakteriler ve birhücreliler) taşır. Memeli kendisi selülozu sindiremediği için mikropların aktivitesinden yararlanır. Buna rağmen, çekum memelinin mikropların aktivitesinden en yüksek yararı sağlayacağı bir yerde değildir. Sindirim kanalının arka kısmında, sindirimin ve absorpsiyonun büyük bölümünün yer aldığı ince bağırsağın arkasındadır. Bu yüzden, her ne kadar atların olağanüstü büyük bir çekumu varsa da büyük miktarda sindirilmemiş bitkisel materyal dışkıyla atılır. Tavşanlarda bunu giderecek bir uyum evrimleşmiştir ve bunlarda iki tip dışkı oluşturulur. Bunlardan biri, çekumdan gelen materyaldir ki, bu yeniden mideye döner ve ikinci kez sindirim ve absorpsiyona tabi tutulur.

İnek gibi geviş getiren hayvanlar da mikrobiyal sindirimden yararlanırlar; fakat bunlarda mikroorganizmalar bir arka çekumda yer almazlar. Bunun yerine, bu hayvanlarda dört mide benzeri bölme bulunur (Şekil 27.29). Bunlardan ilk üçünün yemek borusunun genişlemiş kısımları olduğu düşünülür. Dört bölmenin en büyüğü olan rumende (işkembe) ve buna komşu bölme olan retikulumda (börkenek) çok sayıda bakteri ve birhücreli yaşar. Yutulan besin rumen ve retikuluma girince mikroplar bunu sindirmeye ve fermente etmeye başlarlar. Böylece, sadece proteinler, polisakkaritler ve yağlar değil, selüloz da parçalanır. Hayvan geviş getirirken daha büyük ve kaba materyal ağıza periyodik olarak geri getirilerek daha fazla çiğneme sağlanır. Bu yeniden çiğnenen materyal tekrar yutularak rumendeki fermente edilmekte olan materyalle karıştırılır. Mikrop aktivitesinin ürünleri ve bir kısım mikropların kendileri yavaşça gerçek mideye (abomasum) ve bağırsağa iletilir. Buralarda daha olağan tipte sindirim ve absorpsiyon meydana gelir. Böylece, arkada yer alan çekum yerine sindirim kanallarının ön kısmında mikrobiyal sindirim yapan geviş getirenler, mikrop aktivitesinden maksimum verim sağlarlar[3]. Bu hayvanların dışkısında kalan sindirilmemiş bitki materyali miktarı, atlarınkinde kalandan çok daha azdır.

Yine de bu rumen stratejisi mükemmel değildir. Mikroorganizmaların işlerini tamamlamalarına yetecek zamanın verilmesi bakı-

[3] Herne kadar konu sindirimle doğrudan ilgili değilse de, yine de not etmeye değer. Rumende bulunan mikroorganizmalar, amonyağı ve üre gibi nispeten küçük, basit organik bileşikleri amino asitleri sentezlemek için azot kaynağı olarak kullanabilirler. Mikroorganizmaları sindirmekle, geviş getirenler, amino asit elde ederler ve böylece bu mikropların azot metabolizmasından yarar sağlamış olurlar. Modern tarımda, bu mikrobiyal metabolizmadan yararlanılarak, çok daha pahalı protein formları yerine, hayvan yemine amonyum tuzları halinde azot eklenir.

mından, bitki materyalinin fermentasyon süresi daha uzun -saatler, hatta günler- olması gerekir.

Eğer besin düşük kaliteliyse, bir inek ya da antilop, beklerken açlıktan ölebilir. Atların ve zebraların, daha az verimli "sonradan yakma" stratejisi, büyük miktardaki çok düşük kaliteli besini hızla kullanma bakımından daha iyi uyum yapmış görünmektedir. Bu yöntem, zebraların, Afrika'nın çölümsü habitatlarında başarılı olmasını sağlar; düzinelerce geviş getiren antilop türleri buralarda yaşayamazlar.

Simbiyotik mikroorganizmalarca selülozun sindirilmesi, memelilerle sınırlı değildir. Bir tropikal yaprak yiyici kuş olar hoatzin, yediklerini, toplam vücut ağırlığının %15-20'sini oluşturan, büyük ve çok kaslı kursağında fermente eder (Şekil 27.30). Kursağın iç yüzeyinin bir kısmı, boynuzumsu çıkıntılarla kaplanmıştır ve bunlar geviş getirmeye yarayan iç azılar gibi işlev görürler. Her ne kadar hoatzin, bu simbiyotik mikroorganizmaların açığa çıkarttığı fazladan besinlerden yararlanırsa da, rumenin bu kuş versiyonunun oluşturduğu fazla ağırlık nedeniyle iyi uçamaz. Memeli dışı fermantörlere daha aşina bir örnek termitlerdir. Bunlar tahtayla beslenen birkaç böcek türünden biri olup bağırsaklarındaki mikroorganizmaların selülozu fermente etmesi sayesinde tahtadan besin olarak yararlanabilirler. Az sayıda tahta yiyici böcek ise, selülozu sindiren bir enzim olan selülaz salgılayabilirler ve bu nedenle bağırsak mikroplarına bağımlı olmak zorunda değillerdir.



27.30 Yaprak yiyici tropikal kuş, hoatzin
Hoatzinde, büyük bir kursak bulunur ve tıpkı sığırların ya da antilopların rumeni gibi, yiyecekleri fermente etmede kullanılır.

İnsanlarda kalın bağırsak, çekumdan sonra sağ tarafta karın boşluğunun ortalarına kadar iner ve sonra sol tarafa geçer ve tekrar yukarı çıkar (Şekil 27.22). Böylece oluşan üç kısım, inen, transvers (yatay) ve çıkan kolon olarak adlandırılır. Kolonun en önemli işlevlerinden biri sindirim işlemlerinde kullanılan suyun büyük kısmını geri emmektir. Eğer enzimlerin içinde salgılandıkları suyun tamamı dışkıyla kaybedilecek olsaydı, kara hayvanlarının çoğu ciddi bir su kaybetme sorunuyla karşılaşırlardı. Zaman zaman bağırsak hasar görür ve peristalzis, bağırsak içeriğini yeteri kadar suyun geri emilmesine olanak vermeyecek kadar hızlı hareket ettirir. Bu duruma ishal (diare) adı verilir. Bunun aksine, eğer içerik çok yavaş iletilecek olursa, çok fazla su geri emilir ve bu defa kabızlık meydana gelir. Yiyecekte uygun miktarda sindirilemeyen selülozlu materyal bulunursa, kalın bağırsakta peristalzisi uyaracak kadar bir kütle oluşur ki, bu da kabızlığı önler. Bizim bu sindirilemeyen selülozlu yiyeceklere olan gereksinimimiz, muhtemelen herbivor atalarımızdan kaynaklanmaktadır.

Kalın bağırsağın bir diğer işlevi de, kalsiyum ve demir tuzları gibi tuzları, bunların kandaki derişimleri gereğinden yüksek olduğunda, atmaktır. Bu tuzlar önce kalın bağırsağa, oradan da dışkıyla vücut dışına atılırlar. Kalın bağırsakta, buraya ulaşan sindirilmemiş besinlerle beslenen çok sayıda bakteri de bulunur. Bu bakterilerin sağlıklı bir insanın yaşamındaki önemi tam olarak anlaşılamamıştır. Dışkının kuru ağırlığının yaklaşık yarısını bu bakteri kütlesi oluşturur.

Kalın bağırsağın son kısmı olan ***rektum***, dışarı atılana kadar dışkının depolandığı yerdir. Dışkı rektumdan anüs yoluyla dışarı atılır.

İNSANDA ENZİMATİK SİNDİRİM

Tükrükle sindirim İnsan sindirim sistemini ağızdan anüse kadar izlediğimize göre, şimdi, besinde, bu karmaşık boru sistemi boyunca ilerledikçe meydana gelen kimyasal değişimleri incelemeye başlaya-

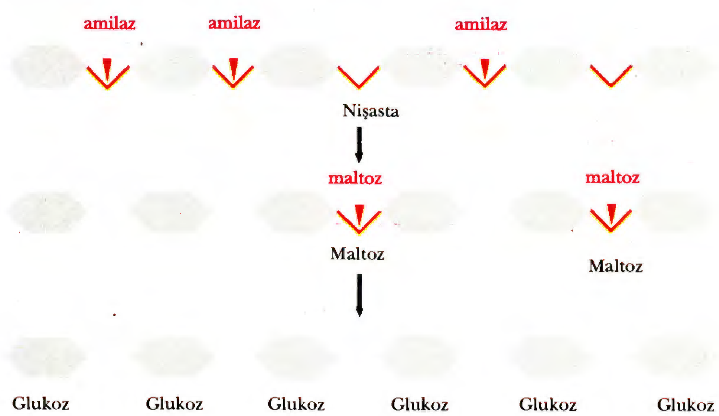
lım. Enzimatik sindirimin ağızda başladığını söylemiştik. Tükrükte, nişastanın glukoza hidrolizini başlatan; fakat tamamlamayan, ***amilaz***[4] (aynı zamanda pityalin olarak da bilinir) adlı bir enzim bulunur. (Hatırlayacağınız gibi, nişastanın sentezi, su açığa çıkaran yoğunlaştırma tepkimeleriyle gerçekleşir. Dolayısıyla parçalanması da hidroliz gerektirir.) Her ne kadar amilaz bir miktar glukoz oluşturursa da, daha çok, bir disakkarit olan maltoz (Şekil 27.31) ve daha az miktarlarda, üç dört glukoz birimi uzunluğunda parçalar açığa çıkartır ki, bunların bağırsakta daha fazla sindirimi zorunludur.

Besinler ağızda kısa bir süre kaldıklarından, amilaz, etkisini göstermek için yeterli fırsatı bulamaz. Esas etkisini bolus yutulduktan ve mideye iletildikten sonra gösterir. Buna rağmen mide asiti kısa bir süre sonra bu enzimi inaktive eder ve bu yüzden tükrük amilazı besindeki nişastanın ancak küçük bir yüzdesini sindirebilir. Aslında, birçok memelinin tükrüğünde hiç amilaz bulunmaz. Örneğin köpekler ve bunların akrabalarının besinlerinde o kadar az nişasta vardır ki, bir nişasta sindiren enzimin evrimleşmesi için çok az seçilim baskısı oluşmuş olmalıdır.

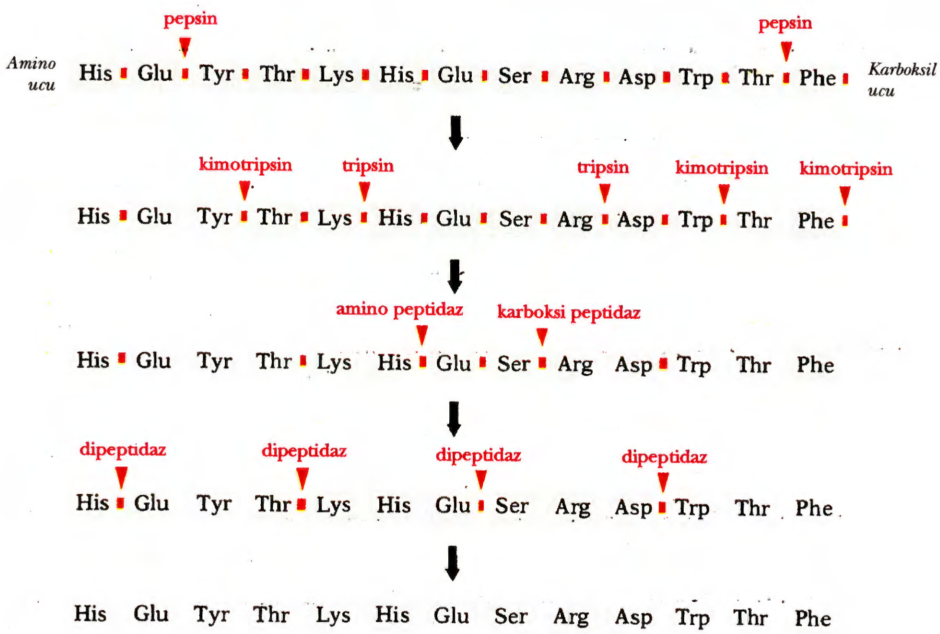
Midede sindirim Besin mideye ulaşınca, mide duvarının mukozasında yer alan çok sayıda bezin salgıladığı mide sıvısının etkisiyle karşılaşır. Bu sıvı çok miktarda hidroklorik asit ve çeşitli enzimler içerir. Asit, mide içeriğinin pH'sını oldukça asidik yapar (pH yaklaşık 1.5-2.5'tur). Birçok ticari ilaç reklamında aksi belirtilse bile midenin asidik olması hem normaldir hem de normal işlev görebilmesi için gereklidir.

Mide sıvısının en temel enzimi, proteinleri sindiren ***pepsin***dir. Birçok proteolitik (protein parçalayan) enzimin aksine, sadece kuvvetli asit ortamlarda çalışır. Pepsin, omurgalılar için karakteristik bir enzimdir; omurgasızların çoğunda, kuvvetli asit çözeltilerde çalışan proteolitik enzimler bulunmaz. Pepsinin evrimleşmesi, kemikli hayvanlar üzerinde beslenmeyle ilişkili olabilir; zira kemikler asit içinde çok daha kolay ayrışırlar.

[4] Uluslararası anlaşmalara uygun olarak, çoğu enzim adı -az ekiyle sonların. Enzim isminin ilk kısmı genellikle enzimin etkilediği substratı belirtir. Örneğin *amyl-* (Latince'de *amylum* nişasta demektir) amilazın nişasta üzerinde etkili olduğunu gösterir.



27.31 Nişastanın sindirimi
Tükrükteki ve pankreas sıvısındaki amilaz, glukoz birimleri arasındaki bağların bir kısmını hidroliz ederek, bir miktar serbest glukoz; fakat daha fazla miktarda, disakkarit maltoz oluşumuna yol açar. Maltoz daha sonra, bağırsak bezleri tarafından salgılanan maltaz tarafından sindirilir.



27.32 Protein sindirimi
Midedeki pepsin, tirozinin (Tyr) ve fenilalaninin (Phe) amino uçlarındaki peptit bağlarını hidroliz eder. Besin daha sonra bağırsağa geçer ve burada pankreastan gelen tripsin, lizin ve arjininin karboksil uçlarındaki bağları, yine pankreastan gelen kimotripsin de, tirozin, triptofan ve fenilalaninin (ve eğer varsa, metionin ve lösine komşu bağları da) karboksil ucundaki bağları hidroliz eder. Geriye kalan kısa amino asit zincirleri üç yolla sindirilirler: Aminopeptidaz, amino ucundaki peptit ile zincirin geri kalanı arasındaki bağı kopartırken, pankreastan gelen karboksipeptidaz, karboksil ucundaki peptiti kopartır. Bu yolla, bu iki enzim, her iki uçtaki peptitleri "kemirirler" ve bu işlem geriye bir dipeptit - iki amino asitten oluşan bir kısım - kalır. Bu iki amino asit arasındaki bağ da dipeptidazlar tarafından kopartılır. Şimdi sindirim tamamlanmıştır ve amino asitler artık bağırsak duvarındaki hücreler yoluyla absorbe edilebilirler.

Pepsin, proteini amino asit bileşenlerine kadar hidroliz etmez. Sadece birkaç amino asite, özellikle tirozin ve fenilalanine komşu peptit bağlarını kopartır (Şekil 27.32). Proteolitik enzimlerin bu özgüllüğü kolayca anlaşılabilir. Proteinlerin yapıtaşı olan bileşikler çeşitlilik gösterdiğinden, çeşitli peptit bağları etrafındaki yapısal yerleşim, bu bağların hangi iki amino asiti bağladığına bağlı olarak, değişiklik gösterir; bazı bağlar, bir enzimin aktif merkezinde yer alır, bazıları almaz. Örneğin pepsinde, R grupları altı karbonlu halka içeren amino asitlerin amino ucundaki peptit bağları, aktif merkezde yer alırlar (Bkz. 3.18, s. 61).

Protein sindirimiyle ilgili her tartışma, hemen akla şu soruyu getirir: Esas olarak proteinden yapılmış olmasına karşın, neden sindirim kanalının duvarı proteolitik enzimlerce sindirilmez? Bunun iki nedeni vardır.

Birincisi, sindirim kanalının duvarı mukusla kaplıdır ve bu yolla enzimlerden korunur. Bu savunma hattı yıkıldığı zaman, sindirim enzimleri iç yüzeyin küçük bir kısmını sindirmeye başlarlar; meydana gelen yaraya ülser adı verilir. Bazen, ülser o kadar ciddi bir hal alır ki, sindirim kanalının duvarında bir delik oluşur ve kanal içeriği karın boşluğuna dökülür. Ülserlerin çoğu özel bir bakteri türünün enfeksiyonu sonucunda oluşur.

İkinci olarak, mide bezleri aktif pepsin salgılamazlar, bunun yerine bir inaktif öncü olan pepsinojen salgılarlar. Bu tip inaktif enzim öncülerine **zimojenler** adı verilir. Pepsinojenin hiçbir enzimatik aktivitesi yoktur ve mide duvarındaki bezler içinde tutulduğu sürece, duvara bir zarar vermez. Kendisine gereksinim duyuluncaya kadar burada tutulur ve ancak midede mevcut aktif pepsinle temas ederse ak-

tif hale geçer. Aktivasyon, pepsinojenin bir ucundan 42 amino asitin kopartılmasıyla gerçekleşir; geriye kalan daha kısa polipeptit zinciri pepsindir[5].

İnce bağırsakta sindirim En fazla sindirim, sindirim kanalının bundan sonraki kısmında, yani ince bağırsakta meydana gelir. Kısmen sindirilmiş besin mideden duodenuma yani onikiparmak bağırsağına geçince, asitliği nedeniyle, çok sayıda farklı enzimlerin bağırsağın içine (lumen) salgılanmasını uyarır. Bu enzimlerin iki temel kaynağı vardır: ***Pankreas*** ve ***bağırsak bezleri***. Büyük bir bez olan ve midenin hemen altında yer alan pankreas (Şekil 27.22), fetal gelişme sırasında, sindirim kanalının dışa doğru yaptığı bir uzantı olarak oluşur. Duodenumla bağlantısını korur ve bu bağlantıya ***pankreas kanalı*** denir. Besin duodenuma girince, pankreas bir enzim karışımı salgılar ve bunu pankreas kanalı içinden duodenuma akıtır. Bu karışım içinde, bütün temel besin tiplerini - karbohidratlar, yağlar ve proteinler - ve aynı zamanda nükleik asitleri sindirecek enzimler bulunur.

Pankreatik enzimlerden biri ***pankreatik amilaz***dır (bazen diastaz ya da amilopsin de denir) ve adından da anlaşılacağı gibi, tükrükteki amilaza benzer etki göstererek nişastayı disakkarit olan maltoza yıkar. Nişasta sindiriminin büyük kısmını yürüttüğünden, tükrük amilazından çok daha önemlidir.

Yine pankreastan salgılanan ***lipaz***, vücudun en temel yağ sindirici enzimidir; fakat yağın nispeten küçük bir yüzdesini tamamen gliserol ve yağ asitlerine yıkar. Yağın bir kısmı, üç yağ asitinden sadece birinin uzaklaştırılmasıyla, kısmi olarak sindirilirken bir kısmı hiç sindirilmez. Fakat yağlar ve bunların kısmi parçalanma ürünleri, yağda çözünebilir olduklarından, hücre zarlarından geçip absorbe edilebilirler.

Pepsin gibi, pankreasın iki proteolitik enzimi olan ***tripsin*** ve ***kimotripsin*** de sadece bazı özel amino asitlere komşu peptit bağlarını kopartırlar (Şekil 27.32). Tripsin, lizin ve arjinine (her ikisi de artı yüklü R grupları içerirler; Bkz. Şekil 3.18) komşu peptit bağlarını, kimotripsin ise tirozin, fenilalanin ve triptofana (R gruplarında altı karbonlu halkalar bulunur) ve daha az oranda metiyonin ve lösine komşu olanları kopartır. Tirozin ve fenilalanine komşu olan bağları hidroliz etmesi bakımından, kimotripsin, pepsine benzerlik gösterirse de, bu benzerlik yüzeyseldir; zira bu iki enzim aynı bağları kopartmazlar. Pepsin, tirozin ve fenilalaninin amino ucundaki bağları kopartırken, kimotripsin, karboksil tarafındakileri kopartır.

Yine, pepsin gibi, hem tripsin hem de kimotripsin, sırasıyla tripsinojen ve kimotripsinojen denilen inaktif formlarda (zimojen) salgılanırlar. Bağırsakta, tripsinojen, bağırsak bezleri tarafından salgılanan bir enzim olan enterokinaz tarafından aktif tripsine (polipeptit zincirindeki altı uç amino asitin uzaklaştırılmasıyla) dönüştürülür. Böylece oluşan tripsin, daha sonra, kimotripsinojen polipeptit zincirinden iki küçük iç parçayı uzaklaştırır. Geriye kalan aktif kimotripsin, birbirine disülfit bağlarıyla bağlı üç ayrı polipeptit zincirinden oluşur (Şekil 27.33). Gördüğünüz gibi, şimdiye kadar değindiğimiz

[5] Pepsine ek olarak, sığır ve antelop gibi süt emen ruminantların mide sıvısı, bir başka enzim, rennin içerirler ki, bu, süt proteinlerinin pıhtılaşmasını sağlar.

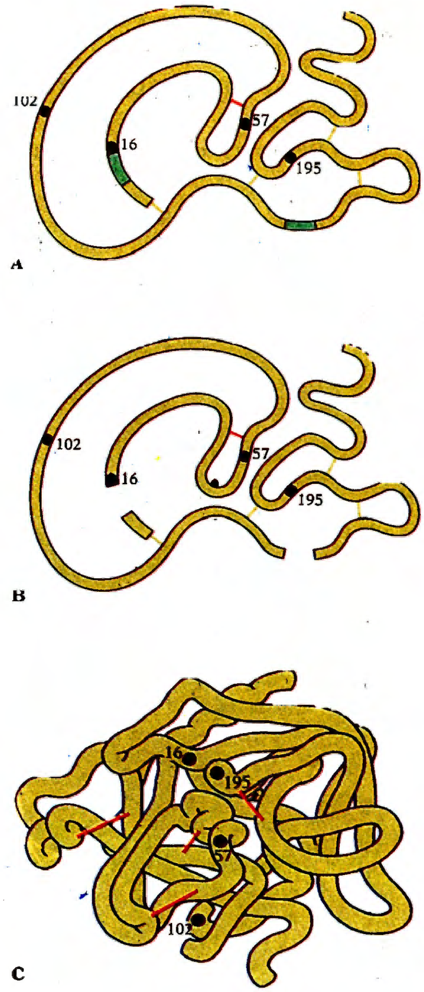
üç zimojenin de - pepsinojen, tripsinojen ve kimotripsinojen - polipeptit zincirleri, aktif enzimlerinkinden daha uzundur. Her üçü için de aktivasyon, zincirin bir ya da daha fazla kısmının kesilip atılmasıyla gerçekleşmektedir. Böylece polipeptit, bir aktif bölge oluşturmak üzere yeniden kıvrılabilmektedir.

Tripsin ve kimotripsinin kimyasal yapıları üzerine yapılan son yıllardaki araştırmalar, bunların hem olası evrimlerinin hem de katalitik özgüllüklerinin temelinin daha iyi anlaşılmasında yardımcı olmuştur. Bu iki enzimin, amino asit dizilişi, kıvrılma düzeni ve hatta katalitik bölgeler bakımından benzerlik göstermesi, bunların aynı atasal proteolitik enzimden evrimleştiklerini düşündürmektedir. Bununla birlikte, ikisi arasında küçük; fakat son derecede önemli bir fark vardır. Bu fark, bağlanma bölgesindeki cep benzeri bir bölgeyle ilgilidir ki, bu bölge substrat amino asitin R grubunu bağlar. Tripsinde, bu bölgeyi oluşturan amino asitlerden biri aspartik asittir (eksi yüklü R grubu vardır). Kimotripsinde ise aynı yerde serin bulunur (R grubu yüksüzdür). Bu, görünüşte küçük fark, iki enzimin farklı amino asitlere affinite göstermelerine yol açar. Bu durum, enzimlerin işlevsel özelliklerinin belirlenmesinde amino asit dizilişinin (primer yapı) ne kadar büyük önemi olduğunu çarpıcı biçimde göstermektedir.

Özetleyecek olursak, pepsinin midedeki ve pankreastan gelen tripsin ve kimotripsinin etkileri sonucunda, proteinler çeşitli uzunlukta parçalara ayrılırlar; fakat fazla miktarda serbest amino asit açığa çıkmaz. Bu üç enzim ***endopeptidazlar*** olarak bilinir. Bunun anlamı, bunların, terminal (uç) amino asitleri ana zincire bağlayan bağları değil, proteinin iç kısımlarındaki peptit bağlarını koparan enzimler olmalarıdır. Diğer bir enzim sınıfı olan ***ekzopeptidazlar*** ise, endopeptidazların aktivitesi sonucunda ortaya çıkan parçalardaki terminal amino asitleri kopartırlar ve böylece, sindirim işlemi tamamlanmış olur. Ekzopeptidazlar çok geniş bir çeşitlilik gösterirler ve bunların herbirinin etkisi oldukça özgüldür. Örneğin bunlardan biri (karboksipeptidaz), zincirin serbest karboksil ucundaki amino asiti bağlayan bağı hidroliz eder. Bir diğeri (aminopeptidaz) ise serbest amino ucundaki amino asiti bağlayan bağı hidroliz eder. Diğer bazıları ise (dipeptidazlar), amino asit çiftleri arasındaki bağları kopartırlar. Biri sadece glisin lösin çifti arasındaki bağı kırarken, bir diğeri iki glisin molekülünden oluşan çiftteki bağı kopartır, vb. Bu ekzopeptidazlar, endopeptidazların başlatmış olduğu işi tamamlarlar. Bunların çoğu bağırsaktaki bezlerden salgılanır; fakat karboksipeptidaz pankreasta yapılır.

Çeşitli proteolitik enzimlerin kimyasal etkilerinin bu denli uzun anlatılmasının nedeni, hangi enzimin hangi bağları hidroliz ettiğini hatırlamanızın önemli olduğundan değil, proteolitik mekanizmanın enzim özgüllüğüne ve enzimlerin nasıl ekip çalışması yaptıklarına güzel bir örnek oluşturmasındandır. Eğer basitçe, proteinlerin pepsin, tripsin ve diğer çeşitli peptidazlar tarafından sindirdiğini söylemiş olsaydık, bu, görünüşte sıradan olan olaylardaki ince etkileşim hakkında fikriniz olmazdı.

Nasıl ki bağırsak bezlerinden salgılanan bazı enzimler, proteinlerin sindirimini tamamlıyorsa, başka bağırsak enzimleri de tükrük ve pankreas amilazlarının başlattığı nişasta sindirimini tamamlarlar.



27.33 Kimotripsinojenin kimotripsine dönüşmesi Enzim öncülü kimotripsinojeni oluşturan polipeptit zinciri, disülfit bağlarıyla (kahverengi çizgiler) stabilize edilmiştir. Siyah daireler, enzimin katalitik bölgesindeki önemli kısımları işaret etmektedir. Aktif enzim olan kimotripsini oluşturmak üzere uzaklaştırılan iki kısım, uzaklaştırılmadan önce renkli olarak gösterilmiştir (A). Bu iki kısım uzaklaştırılınca (B), enzim aktif yapısını kazanmak üzere yeniden kıvrılır (C).

Ek Okuma

ERİŞKİN İNSANLARDA LAKTOZUN SİNDİRİMİ

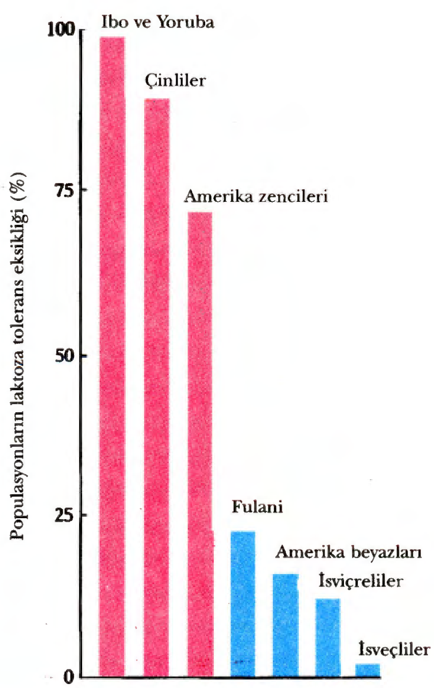
Sindirim yetenekleri, sadece farklı türler arasında değil (köpeklerde tükrük amilazının olmadığını söylemiştik), belirli bir tür içinde de çeşitlilik gösterir. Sadece sütte bulunan bir şeker olan laktozun sindirimi, buna çarpıcı bir örnek oluşturur.

Memelilerin dişilerinde meme bezleri tarafından yapılan süt salgısı, yavru beslenmesine yönelik olarak evrimleşmiştir. Yavru memeliler için tek besin kaynağı olan süt, hemen hemen tam bir besindir. Birçok türde süt, karbohidrat (laktoz halinde)* yağ ve proteinin yanısıra, önemli mineraller de içerir. Fakat insan dışındaki erişkin memeliler, sütü bir besin olarak kullanmazlar. Dolayısıyla, hayvan, sütten kesilme yaşını geçtikten sonra, laktozu sindiren enzim olan laktazın salgılanması ya çok azalır ya da tamamen durur.

Bu durumun birçok insan için de geçerli olduğu daha yeni farkedilmiştir. Dünyanın birçok yerinde dört yaşını geçen insanlarda laktaz salgısı çok azdır ya da hiç yoktur. Gerçekten de bugüne kadar incelenen çeşitli insanlar arasında sadece Avrupa kökenliler ile birkaç kırsal Afrika kabilesi mensuplarının fazla miktarda içilen sütteki laktozu sindirmeye yetecek düzeyde laktaz salgıladıkları bulunmuştur (grafiğe bakınız). Diğer insanlar, çok miktarda süt içtiklerinde hastalanırlar. Bunlarda gaz, kramplar ve ishal oluşur. Bunlar, laktozu alınmış süt içtiklerinde ya da yoğurt, peynir gibi laktozu mikroorganizmalarca yıkılmış süt ürünleri yediklerinde böyle sorunlar görülmez. Bu rahatsızlıkların bir nedeni, sindirilmemiş laktozun bağırsaktaki normal ozmotik dengeyi bozması ve hücrelerden bağırsak lümenine aşırı miktarda su girmesidir. Diğer bir neden de, laktozun kalın bağırsaktaki bakteriler tarafından fermente edilmesi sonucu, çok miktarda asit ve karbondioksit oluşmasıdır. Avrupalılarda ve kırsal Afrika kabile mensuplarında laktoz toleransı (erişkinlerde sürekli laktaz üretimi sonucunda oluşan), evcil hayvanlardan süt sağılmasının başladığı, kabaca 10,000 yıl önce ortaya çıkmış olmalıdır.

Yan yana yaşayan insanların nasıl olupta büyük farklılıklar gösterebildikleri, Nijerya'nın büyük kabilelerinde gösterilebilir. Ülkenin sığırlar için uygun koşullar taşımayan güney kesiminde yaşayan Ibo ve Yoruba kabileleri mensupları için süt, sütten kesilme yaşından sonra geleneksel besinin bir parçası olmaktan çıkar ve bunlar laktozu tolere edemezler. Bunun aksine, Kuzey Nijerya'da yaşayan göçebe Fulaniler, binlerce yıldır süt ineği yetiştirirler ve bunlarda laktoz toleransı vardır (grafiğe bakınız).

Amerikalı zencilerin çoğu, Batı Afrika'nın kırsal olmayan kabilelerinden köken almışlardır. Bunlarda laktoza karşı tolerans nispeten azdır; fakat yine de, aynı bölgedeki Afrikalılardaki toleranstan fazladır. Bu nispi tolerans fazlalığı, kısmen, nesiller boyunca, mandıracılık yapılan bölgelerde yaşamış olmanın sonucunda ortaya çıkan evrimsel değişimden, kısmen de Avrupalı genlerin karışmasından kaynaklanmış olabilir.



*Fokların ve bunların yakın akrabalarının (Pinipedia) sütünde laktoz bulunmaz.

Amilazlar, nişasta moleküllerini esas olarak disakkaritlere parçalarlar. Bağırsak enzimleri disakkaritleri basit şekerlere ayırırlar. Örneğin ***maltaz*** maltozu (Şekil 27.31), ***sükraz*** sükrozu ve ***laktaz*** laktozu parçalar. Nükleik asitlerin sindirimi de benzer bir biçimde gerçekleştirilir. Pankreastan salgılanan ***nükleazlar,*** nükleik asitleri nükleotitlere ayırırlar. Nükleotitler de daha sonra, bağırsak bezlerinden salgılanan ***fosfatazlar*** (fosfat bağlarını kırarlar) ve ***N-glikozilazlar*** (ribozu ayırırlar) tarafından sindirilir.

Sindirim ürünlerinin absorpsiyonu, sizin de bekleyeceğiniz gibi, aktif transport gerektirir. Son yıllarda, amino asitlere ve basit şekerlere özgü "pompalar" üzerindeki araştırmalar göstermiştir ki, her ikisi de hücre zarının iki tarafı arasındaki (Na^+) gradiyentine bağımlıdır. Burada, hücre dışındaki Na^+ derişimi yüksek, hücre içinde ise düşük olmalıdır. Böylece, bu aktif transport pompaları, Bölüm 4'te incelediğimiz sodyum-potasyum pompasıyla bağlantılı görünmektedir.

Safra İnsanda sindirimin incelenmesinde bir salgıya daha değinmek gerekir. Hakkında ileriki bölümlerde çok şey söyleyeceğimiz, kritik öneme sahip bir organ olan ***karaciğer,*** safra denilen bir sıvı üretir ki, bu, yağ sindirimine yardımcı olur. Karaciğer çok büyüktür ve üst karın boşluğunun çoğunu kaplar. Yüzeyinde küçük bir depo organı, ***safra kesesi*** yer alır (Şekil 27.22). Karaciğerin tümünde sentezlenen safra, bir dizi dallanan kanal tarafından toplanarak safra kesesine boşaltılır. Besin duodenuma girince, safra kesesinin kas duvarı uyarılarak kasılır ve böylece, safra, safra kanalı boyunca duodenuma akmaya zorlanır.

Safra bir sindirim enzimi değildir; hatta bir protein bile değildir. Karmaşık bir tuz, pigment ve kolesterol çözeltisidir. Safra tuzları emülsifiye edici ajanlar gibi etki edip, büyük yağ damlacıklarının, suda asılı küçük damlacıklara ayrışmasını sağlarlar. Bu etki bir deterjanınkine büyük benzerlik gösterir. Çok sayıdaki küçük yağ damlacığının, lipazın sindirim etkisi için oluşturdukları yüzey alanı, birkaç büyük damlanın oluşturacağından daha büyük olacaktır. Safra tuzları, aynı zamanda yağların absorpsiyonuna da yardımcı olurlar. Bağırsakta yetersiz miktarda safra tuzu varsa, yağların hem sindirimi hem de absorpsiyonu ciddi biçimde aksar. Safra tuzları, kalın bağırsak tarafından geri emilip karaciğere taşınırlar ve tekrar kullanılırlar. Safra pigmentlerinin ve kolesterolün sindirimde bir rolü yoktur. Pigmentler kırmızı kan hücrelerinin karaciğerde tahrip edilmesi sonucunda oluşurlar ve dışkıya karakteristik kahverengi rengini verirler. Nispeten çözünmez bir bileşik olan kolesterol ise bazen sert safra taşları oluşturarak sorun yaratır; zira safra taşları safra kanalını tıkayıp safranın akışını engeleyebilirler.

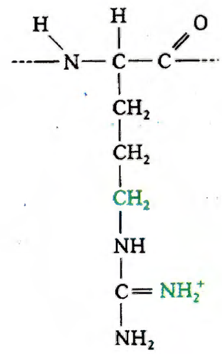
Atıklar Doğal olarak, bitkiler dışkı üretmezler. Bunun nedeni, bitkilerin kökleri yoluyla (ya da karnivor bitkilerde olduğu gibi yaprakları yoluyla) aktif transport ya da ozmozla gövdelerine aldıkları besinlerde büyük ölçüde seçici olmalarıdır. Bitki, besinleri sindirmek zorunda olmadığından tek atık ürün gazlar olmaktadır.

Büyük hacimlerde besin yiyen hayvanlar için dieti ağızda dengelemek çok daha zordur. Seçicilik büyük ölçüde bağırsaklara kalmak-

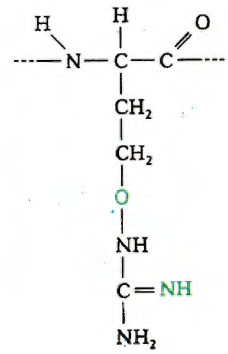
Ek Okuma

TOKSİK GIDALAR

Bitkilerin potansiyel herbivorlara karşı en yaygın korunma mekanizmalarından biri, bunların sindirimini ya da metabolizmasını etkileyen zehirler sentezlemektir. Koalalar (sadece okaliptus yerler) ve ipekböcekleri (sadece dut yaprakları ile beslenirler) gibi uzmanlaşmış herbivorları görünce, bitkilerin, herbivorların çoğunu kaçıran güçlü zehirleri olduğuna ve uzman herbivorların da bu savunmayı kıracak karşı stratejiler geliştirdiklerinden emin olabiliriz. Tipik bir örnek, tek predatörü *Caryedes brosiliensis* böceğinin larvası olan, baklagillerden *Dioclea megacarpa*'dır. Bitkinin hilesi, arjininin yapısal analoğu olan bir anormal amino asiti, kanavanini sentezlemektir. Kanavanin, hemen bütün türlerde, uygun transfer RNA'lar sayesinde arjininin yerine kullanılır. Fakat arjinin artı yüklü olduğu halde, kanavanin yüksüzdür. Dolayısıyla, bu bitki üzerinde beslenen ve kanavanini alan herbivorların sentezlediği enzimlerin çözünürlüğü normal değildir ve bunlar hatalı kıvrılmalar gösterirler. Kısaca, bu enzimlerin bir kısmı inaktive edilirler ve böylece predatörün gelişimi aksar. Gerçekten de bu bitki üzerinde beslenen diğer böcekler hiçbir zaman normal erginleşme



Arjinin



Kanavanin

gösteremezken, *Caryedes* böceği etkilenmez. Dikkatle incelenince görülmüştür ki, böceğin arjinini tRNA'ya bağlayan enzimi, kanavanini ayırdedecek biçimde özelleşmiştir ve kanavanini metabolize edecek ayrı bir enzim sistemi evrimleşmiştir. Kuşkusuz, baklagilin kendisi de, kendi zehirine karşı aynı savunma sistemine sahiptir. Bitkilerde, böyle standart dışı 250 amino asitin varlığı bilinmektedir ve muhtemelen bunların her biri, herbivorlara karşı gösterilen dirençten kaynaklanan seçilimin bir sonucudur.

tadır. Burada mikrovilli, bitki kökleri gibi davranarak, uygun sindirim ürünlerini almakta, geri kalanın yoluna devam etmesini sağlamaktadırlar. Yine de, besinler absorbe edildikten sonra bile, metabolizmada yeni dengesizlikler oluşabilmektedir - azot fazlalığı özellikle yaygındır ve ayrı atık değerlendirme sistemleri tarafından giderilebilir -. (Azotun nasıl atıldığını Bölüm 31'de göreceğiz.) Atıklar, hayvanlar için sadece kaçınılmaz olmakla kalmaz, aynı zamanda, daha önce gördüğümüz gibi, sindirim kanalının düzgün çalışması için gereklidir de. Besindeki bu bir miktar sindirilemeyen madde olmasaydı, sindirim sisteminde iletim dururdu ve bu da ölümle sonuçlanırdı.

ÇALIŞMA SORULARI

1. Nektarlar büyük ölçüde şeker ve sudan oluşmakla birlikte, düşük derişimde bazı mineralleri ve amino asitleri de içerirler. Bu az miktardaki maddelerin, bir nektar salgılayıcı sistemin ürünü mü, yoksa polinatörlere yönelik gösterilen rekabetin yarattığı seçici baskının bir sonucu mu olduğunu nasıl bulursunuz?

2. Mantarlarda, sölenterlerde ve tam bir sindirim kanalına sahip hayvanlarda sindirim stratejisinin bedellerini (dezavantajlarını) ve yararlarını gösteren bir liste oluşturun (s. 768-69, 772-78).
3. Pregastrik kemiriciler olan antelopların besin tercihi, çok fakir bir vejetasyonda yaşayabilen en yaygın türlerden yana olmaktadır- örneğin büyüyen yapraklar yerine kuru otlar -. Bunun fizyolojik ve davranış mantığı ne olabilir? (s. 784-85).
4. Safra kesesinin kaybı, bir insanın metabolizması ve fizyolojisi üzerinde nasıl bir etki yaratır? Bu organın kaybı, modern insanlar için potansiyel yararlar sağlar mı? (s. 791).
5. Besinlerine bakarak, hangi omurgalı türlerinin en kısa, hangilerinin en uzun kalın bağırsağa sahip olduklarını tahmin edersiniz? (s. 785).
6. Neden karnivorların temel amino asit çeşitliliği herbivorlarınkinden daha büyüktür? (s. 761).

BÖLÜM İLE İLGİLİ KAVRAMLAR

- Heterotrofik beslenme tipleri
- Besin gereksinimleri: doğası ve gerek duyulma nedenleri
  - Enerji kaynakları (ör. karbohidratlar)
  - Azot kaynakları (ör. proteinler)
  - Temel amino asitler
  - Vitaminler
  - Yağ asitleri
  - Gereksinimlerin evrimsel yorumu
  - Mineraller
- Mantarların besin elde etme ve sindirme stratejisi
- Birhücrelilerin besin elde etme ve sindirme stratejisi
- Sölenterlerin besin elde etme ve sindirme stratejisi
- Yassısolucanların besin elde etme ve sindirme stratejisi
- Tam sindirim kanallı hayvanlar
  - Besini parçalama stratejileri
    - taşlık
    - dişler ve dişlerin özelleşmesi
  - Enzimlerle parçalama
    - genel strateji
    - selülozu sindirmeye yönelik özelleşmeler
  - Sindirilmiş besinlerin absorpsiyonu
    - yüzey alanını arttırıcı özelleşmeler
  - Atıkların uzaklaştırılmasına ve sıvıların geri kazanılmasına yönelik stratejiler

ÖNERİLEN KAYNAKLAR

DAVENPORT, H. W., 1972. Why the stomach does not digest itself, *Scientific American* 226 (1). (Offprint 1240)

DEGABRIELE, R., 1980. The physiology of the koala, *Scientific American* 243 (1). *On the nutritional problems of this postgastric fermentor, whose need to maximize nitrogen extraction while minimizing water loss can cause it to starve with a full stomach.*

HARPSTEAD, D. D., 1971. High-lysine corn, *Scientific American* 225 (2). (Offprint 1229) *About an attempt to breed corn with an amino acid profile more suitable for our species.*

JARNICK, J., C. H. NOLLER, and C. I. RHYKERD, 1976. The cycles of plant and animal nutrition, *Scientific American* 235 (3). *The movement of nutrients through plants, animals, and the nonliving environment, with a look at some of the agricultural practices that affect this cycling.*

KRETCHMER, N., 1972. Lactose and lactase, *Scientific American* 227 (4). (Offprint 1259) *On differences in human tolerance of milk sugar.*

ROSENTHAL, G. A., 1983. A seed-eating beetle's adaptations to a poisonous seed, *Scientific American* 249 (5). *Ploy and counterploy as plants attempt to protect themselves by sabotaging the digestion and metabolism of herbivores.*

SANDERSON, S. L., and R. WASSERSUG, 1990. Suspension-feeding vertebrates, *Scientific American* 262 (3). *On filter feeders.*

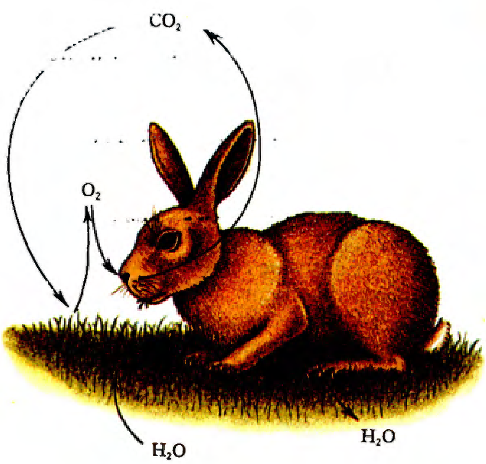
SCHMIDT-NIELSEN, K., 1970. *Animal Physiology*, 3rd ed. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, N.J. *Well-written elementary text on animal physiology.*

YOUNG, V. R., and N. S. SCRIMSHAW, 1971. The physiology of starvation, *Scientific American* 225 (4). (Offprint 1232) *On the remarkable biochemical responses of a starving person's body, which permit relatively long-lasting mineral nutrition of the most important organs, particularly the brain.*

Bölüm 28

GAZ DEĞİŞİMİ

Görmüş olduğumuz gibi, suya ek olarak bitkiler için en önemli besin elementi, bir gaz olan karbondioksittir; en önemli atık ürün ise yine bir gaz olan oksijendir (Şekil 28.1). Hayvanlar için bunun tersi doğrudur: oksijen, etkin bir solunum yapabilmek için çok önemlidir (bu gaz olmaksızın, solunum sadece %7 etkinlikte gerçekleşebilir) ve metabolizma sonucunda atık ürün olarak karbondioksit ve su meydana gelir (Şekil 28.1). Böylece, organizmaların büyük çoğunluğu için temel sorun, bir gazı elde etme ve bir diğerini vücuttan uzaklaştırmaktır.



28.1.Bitkilerde ve hayvanlarda görülen temel gaz değişim modeli
Heterotrofların çoğu solunum için oksijene gereksinim duyar ve atık olarak karbondioksit (ve su) meydana getirir; oysa ototroflar fotosentez için karbondioksite (ve suya) gereksinim duyar ve atık olarak oksijen üretir. Elbette, bitkiler de solunum yapar (şekilde gösterilmemiş); fakat genellikle fotosentezdeki karbondioksit tüketimi (ve oksijen salınması), solunumdaki miktarı aşar. Burada işaret edilmemiş olmakla birlikte bitkiler, aynı zamanda, iletim borularıyla taşımacılıkta ayrıca suya ve hayvanlarda ısı düzenlemesi ve atıkların vücutta uzaklaştırılmasında ilave suya gereksinim duyarlar (daha sonraki bölümde tartışılacak).

Az önce ana hatlarını çizdiğimiz, temel olarak ikiye dallanmanın iki önemli istisnası vardır. Birincisi az sayıdaki, kemosentez yapan birhücreli organizmalardır. Bu organizmalar, oksijenin tamamen yokluğunda hiçbir belirti göstermeksizin yaşamlarını sürdürebilir ve hatta oksijene maruz kalmak bazıları için öldürücüdür. Diğer organizmalar, oksijensiz koşullar altında belirli bir süre yaşamlarını sürdürebilirler. Fakat bu durumlarda, besinlerin solunumla yıkılımı, tamamlanmadan durur; son ürünler, genellikle laktik asit ya da etil alkol gibi halen daha, fazla miktarda kimyasal enerji içeren nispeten büyük moleküllerdir. Böylece, oksijensiz solunum oksijenli solunumla karşılaştırıldığında çok savurgan olduğu ortaya çıkmaktadır. Bu gerçek, onun önemini azaltmaz. Bir organizma anaerobik metabolik yolu kullanarak, oksijen yokluğunda, kısa süre yaşamını sürdürebilir. Oksijensiz olarak sınırsız bir süre yaşamını sürdürebilen organizmalar, diğerlerinin yaşaması için uygun olmayan ortamlarda yayılış gösterebilirler. Bununla birlikte, birçok ortam, mantarların, birhücrelilerin, hayvanların ve bitkilerin solunumunun temel yöntemi olan oksijenli solunumla yaşam sürdürmeleri için uygundur.

İkinci istisna, bitki solunumu ile ilgilidir. Oksijen elde etme, sadece hayvanların karşılaştığı bir sorun olarak kabullenmek çok yaygın ve yanlış bir kanıdır ve yeşil bitkilerdeki gaz değişimi, büyük ölçüde, karbondioksit alma ve oksijen verme şeklindedir. Kesinlikle bu, fotosentezle gerçekleşen bir değişimdir; fakat, fotosentezin karbonhidrat ürünlerinin, eğer bu ürünler kullanılabilir metabolik enerji sağlamak üzere solunumla yakılmıyorsa, bitki için fazla önemi yoktur. Bu nedenle bitkiler de hayvanlar gibi, hücre solunumunu gerçekleştirmek için, devamlı olarak oksijen alır karbondioksit verirler. Bir yeşil bitki, parlak ışığa maruz bırakılacak olursa hem fotosentezle ilgili hem de solunumla ilgili gaz değişimi gerçekleşir; fotosentez hızı, solunum hızını büyük ölçüde aşması nedeniyle net etki, karbondioksit alınıp oksijenin verilmesi şeklinde ortaya çıkar. Elbette, yeşil bitki karanlıkta olduğu zaman ya da kışın yapraksız kaldığı zaman, bunun tersi doğrudur. Bitkiler, genellikle ölünceye kadar devamlı büyüdüklerinden, canlı bitkiler karbondioksit için net tespit edicilerdir ve böylece fotosentezle ilgili gaz değişimi, solunumla ilgili gaz değişimini ışmaktadır.

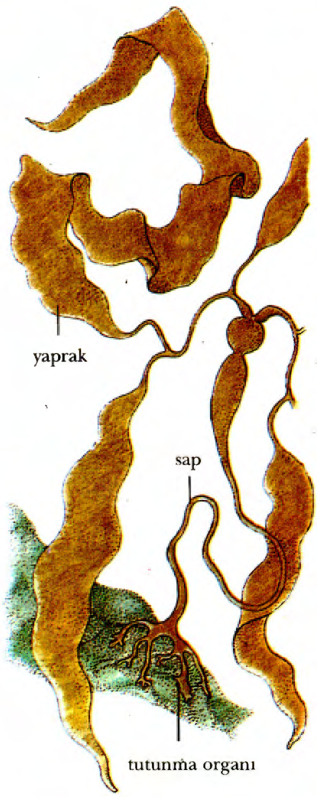
SORUNLAR

Canlı bir hücre ile onun çevresi arasındaki gaz değişimi her zaman, nemli hücre zarından difüzyonla gerçekleşir. Eğer gazlar zardan geçecekse, çözünmüş durumda olmalıdırlar. Birhücreli organizmalarda ve küçük, birçok çok hücrelide, özellikle sucul olanlarda, bu koşul ciddi bir sorun oluşturmaz. Çünkü herbir hücre, çevresindeki ortamla doğrudan temas halindedir, ya da çok az sayıda hücre ortamdan uzak kalmıştır. Bu nedele bu organizmalar genellikle, gaz değişimi için özelleşmiş sistemler geliştirmemiştir.

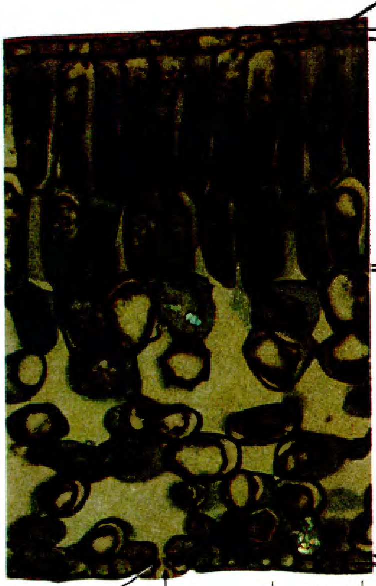
İri vücut durumunda, artış iki boyutta olduğu zaman, gaz değişimi halen daha, bireysel hücreler ile çevresindeki ortam arasında doğrudan difüzyon yoluyla büyük ölçüde gerçekleşebilir. En uzun algler, 50 m. uzunluğuna kadar büyüyebilirler; fakat en uzun kahverengi alglerin yaprakları bile oldukça incedir (Şekil 28.2). Sonuç olarak, hiçbir hücre, yaprağın yüzeyinden uzakta değildir ve toplam gaz değişim alanı, bitkinin hacmine göre oldukça fazladır. Yaprakları bağlayan kalın sap kısmı, içi su ile dolu çok sayıda hücreler arası boşluğa sahiptir. Hücreler arası boşlukta bulunan su, dış ortamda devam eder. Bu bitkilerde büyüme sadece iki boyutta gerçekleştiğinden, özel gaz değişim düzeneklerine gereksinim yoktur.

Vücut büyüklüğündeki artış, genellikle, üç boyutta gerçekleşir. Bu durumda, organizmanın hacmine oranla yeterince büyüklükte yüzey alanının sağlanması, sorun olmaktadır; çünkü yüzey alanı (boyutun karesiyle artar), hacimden (boyutun küpüyle artar) çok daha yavaş artar. Bu sorun, hızlı enerji kullanımı için, birim zamanda birim vücut hacmi için daha fazla miktarda oksijen isteyen daha aktif hayvanlar için çok daha ciddidir.

Zorluk çıkaran bir diğer faktör, birçok organizmanın nispeten geçirgen olmayan dış vücut örtüsü geliştirmiş olmasıdır. Örneğin, karasal bitkilerin mumlu epidermisi, hayvan derisi ve ondan türeyen pullar, tüyler ya da kıllar çoğunlukla tehlikeli olan dış ortam ile nazik olan iç dokular ve organlar arasında koruyucu engel olarak işlev görür. Fakat, onların varlığı, birçok avantaj sunmasına karşın, gaz deği-



28.2 İri kahverengi alglerden biri olan (*Pelagophycus*)
Gaz değişim sorununa basit bir çözüm olarak, geniş ve yassı olan alg yaprakları, gazların difüzyonu için nispeten büyük bir yüzey sağlar; organizmadaki herbir hücre, yüzeye yakın konumdadır.



28.3 Kurtbağrı (*Ligustrum vulgare*) yaprağının enine kesiti

şim yüzeyini vücudun belirli bir bölgesiyle sınırlar. Yeterli miktarda gaz değişim alanı sağlama sorunu, daha da ciddi olmaktadır.

Hayvanlarda, üç boyuttaki artışla sağlanan büyüklüğün getirdiği bir diğer sorun, organizmanın vücudu içerisinde derinlerde bulunan birçok hücrenin gaz değişim yüzeyinden çok uzakta kalmasıdır. Gaz değişim yüzeyi ile daha uzakta yer alan bu hücreler arasında bulunabilen çok fazla sayıdaki hücreden, sadece difüzyon yoluyla geçmek suretiyle yeterince yoğunlukta gaz sağlanması mümkün olmaz. Genellikle, basit difüzyon, sadece mesafe bir milimetreden daha az olduğu zaman, sulu ortamlardan maddelerin geçişini sağlayabilmektedir. Bu nedenle, organizmanın herbir hücresine gazların taşınmasını sağlayan diğer bazı mekanizmalara gereksinim vardır.

Gaz değişiminin yapıldığı nemli zarlar ile çevresel ortam arasında doğrudan temas olması zorunluluğu, özellikle karasal organizmalar için ciddi sorunlar ortaya çıkartmaktadır. Nemli zarlar ortama açık olmalıdırlar; fakat aynı zamanda kuruma şansı minimumda tutulmalıdır. Geniş, ince ve nemli yüzeyler, genellikle nazik olduklarından ve mekanik hasarladan kolayca etkilendiklerinden, genel eğilim, özellikle solunum yüzeyleri dışarıya doğru çıkıntı yapıyorsa, koruyucu yapıların evrimleşmesi yönündedir.

Genel olarak, solunum için özelleşmiş yüzeyler, vücut yüzeyinin içeriye doğru yönelmiş uzantıları ve dışarıya doğru yönelmiş uzantıları olmak üzere iki grup altında gruplandırılabilir (bak. Şekil 28.9). Her bir grup, çeşitli form ve ayrıntıya sahiptir; fakat solunum sisteminin her tipi, aşağıda tartışılan temel gereksinmeleri karşılamanın bir yolunu bulmuştur: bunlar, (1) yeterince boyutlarda gaz değiştirme yüzeyi; (2) çevre ile gaz değişimin yapıldığı alandan daha içte yer alan hücrelere gazların taşınması; (3) mekanik zedelenmelerden, nazik olan solunum yüzeylerinin korunması ve (4) aşırı su kaybına uğramadan, gaz değiştirme yüzeyini nemli tutma.

KARASAL BİTKİLERDE ÇÖZÜMLER

Daha öncede işaret edildiği gibi, en basit sucul bitkiler, özellikle algler, gaz değişimini tüm vücut yüzeyiyle gerçekleştirirler; fakat, kuruma problemine ve üç boyutta vücut büyüklüğündeki artışa karşı yanıt olarak çoğu karasal bitki daha ayrıntılı düzenekler geliştirmişlerdir.

YAPRAKLAR

Hem fotosentezle hem de hücre solunumuyla ilgili gaz değişimi, çok belirgin olarak bu olaylar için uyum sağlamış organlar olan yeşil yapraklarda, özellikle yüksek bir hızda gerçekleşir.

Yaprağın görünebilir dış yüzeyinin çoğu mumlu bir kutikula ile kaplı olup, hemen hemen kurudur ve geçirgen değildir; bu nedenle gazların difüzyonu için uygun değildir. Onun için gaz değişimi, başka bir yerde yapılmalıdır. Hatırlayacağımız gibi, yapraktaki mezofil parenkiması yaprakta büyük hücre arası boşluklar bırakacak şekilde düzenlenmiştir (Şekil 28.3 ve 28.4; bak. Şekil 22.49, s. 630). Her bir mezofil hücresinin toplam yüzeyinin büyük bir kısmı, bu boşluklardaki hava ile temas halindedir. Bu boşluklar, birbirleriyle bağlantılı olup, epidermisdeki delikler yani ***stomalar*** vasıtasıyla dışardaki atmosfere açılırlar. Böylece gazlar, çevredeki atmosfer ile yaprağın içerisindeki boşluklar arasında kolayca hareket edebilirler. Gerçekte

gaz değişimi –yani canlı hücrenin içerisine ve dışarısına gazların difüzyonu– yaprağın içerisindeki hücrelerin ince nemli zarlarından gerçekleşir.

Yaprağın yapısının, solunum sistemi için özellikle önemli olan dört gereksinimi karşılamaya nasıl yardım ettiğine kısaca göz atalım.

1. Yapraktaki gaz değişimi için mevcut yüzey alanı çok büyüktür. Yaprağın dış alanıyla karşılaştırıldığında, hücreler arası boşluklara bakan hücre zarlarının toplam alanı çok büyüktür. Bunanla ilgili kural oldukça basittir: düzensiz şekilli bir odacık, büyük miktarda kısmi bölmelerle alt bölümlere bölünecek olursa bu odacıkların yüzey alanı, aynı hacime sahip olan yuvarlak ya da kase şeklindeki odacıkların alanından çok daha fazla olacaktır. İnce bağırsaktaki mikrovilluslar ve bitkilerin köklerindeki kıllar, küçük bir hacimde yüzey alanının artırılması sorununa karşı geliştirilen benzer çözümlerdir.

2. Gazların içsel taşınımı, herhangi bir özel adaptasyon olmaksızın yaprakta olur. Gazlar, hücreler arası boşluklar aracılığıyla her bir hücreye doğrudan ulaşabilir.

3. Mekanik olarak zedelenme tehlikesi, içeride yer alan gaz değişim yüzeyleri için nispeten önemsizdir. Epidermis, kıllar, dikenler ya da epidermisten türeyen diğer yapılar, tüm yaprak için koruyucu örtü olarak işlev görür.

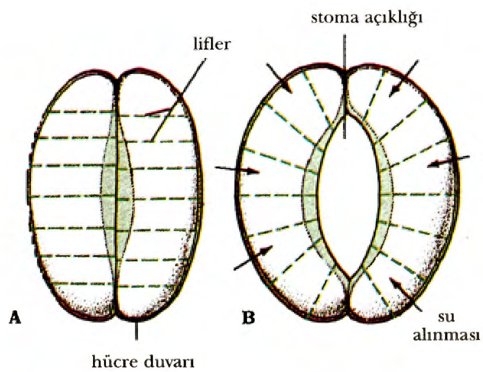
4. Gaz değişim yüzeyleri, sadece hücre arası boşluklarda hava ile temas halinde olduğundan devamlı nemli kalır. Bu boşluklar içerisindeki %100'e yakın olan nemlilik sayesinde, mezofil hücrelerinin zarları, sürekli olarak yüzeylerinde ince bir film şeklinde su tabakası bulundurur. Hücrelere geçmeden önce, gazlar bu su içerisinde çözünürler. Yaprakların dış yüzeyindeki mumlu kutikula tabakası ve koruyucu epidermal dokular, dışarıdaki kuru hava ile içerideki nemli hava arasında bir bariyer (engel) olarak işlev görür.

Fakat bu bariyerler tam değildir; eğer tam olsaydı, dışarıya ve içeriye gaz hareketi mümkün olamayacaktı. Böylece, her bir santimetre karede bu gerekli deliklerden binlercesini sunan stomalar, bir anlamda, yaprağın koruyucu kılıfı içerisinde kontrollu giriş noktalarını oluşturur. Biz burada, evrimsel uyumun değişmez özelliği olan bir çeşit uzlaşmayı görmekteyiz. Birkaç morfolojik yapı ya da biyokimyasal yol, bazı yönlerden yararlı olmasına karşın diğer bazı yönlerden zararlı etkilere sahip olabilmektedir. Belirli bir özelliğin evrimsel olarak kaderini belirleyen, bu özelliğin sadece yararlı ya da zararlı olup olmadığı değil, yararlı etkinin zararlı etkiden daha ağır basıp basmadığıdır. Bu durumda, stomalar, kuruma tehlikesine üstün gelen avantajlar sunmaktadır, ayrıca diğer uyumlar bu tehlikeyi en aza indirgemeye yardım etmektedir.

Bölüm 7'den hatırlayacağımız gibi, döngüsüz fotofosforilasyon ve Calvin döngüsü için hammaddeler, ışık (foton), su ve karbondioksittir. Stomanın işlevi, kuruma tehlikesine karşı, yaprağın fotosentez yapma gereksinmesini dengelemektir. Üç hammaddenin hepsi hazır olduğunda, stoma gaz değişimine izin vermek için açılmalıdır; fakat bunlardan biri ya da birkaçı eksik olduğunda su kaybını önlemek üzere bu delikler kapatılmalıdır. Her bir delik ya da stoma, epidermis içerisinde, ***gardiyan (bekçi) hücreleri*** adı verilen uçları birbirine bağlı, oldukça özelleşmiş iki epidermis hücresi tarafından çevrilmiştir. Diğer epidermis hücrelerinin tersine, bu fasülye şeklindeki hücreler kloroplast içerirler (Şekil 28.3). Her bir gardiyan hücresinin duvarları aynı kalınlıkta değildir; sitoplazmaya yakın olan duvarlar



28.4 Fasülye yaprağında süngerimsi mezofilin scanning elektron fotoğrafı
Fotoğrafta, birbiriyle bağlantılı hava boşlukları sistemi belirgin olarak görülmektedir.



28.5 Kilit hücreler (Gardiyan hücreler)
(A) Kilit hücrelerin, stomaların açıklığını ayarlamadan sorumlu alışılmadık iki özelliği: kilit hücrelerin hücre duvarı stomayı kapatan kenar kısmında, diğer kısımlarındakine göre daha kalındır ve elastik olmayan lifler (yeşil), herbir hücrenin etrafını sarar. (B) Su alındığında hücre turgor duruma gelir; genişleme delikten uzakta olan kenarla sınırlanır. Sonuç olarak kilit hücreleri basınç nedeniyle bükülür. Şişmenin derecesi büyük ölçüde mevcut su miktarıyla ve güneş ışınlarıyla kontrol edilir.



28.6 Bir hıyar bitkisinin yaprağında yer alan bir stomanın scanning elektron mikroskobunda çekilmiş fotoğrafı
Stoma açıktır; çünkü iki büyük yarımay şeklindeki kilit hücresi birbirinden çekilmiştir. Yaprağın içerisindeki mezofil hücreleri delikten bakıldığında görülebilmektedir.

TABLO 28.1 *Stomaların açılıp kapanmasını etkileyen faktörler*

Açılmayı öngören koşullar	*Kapanmayı öngören koşullar*
Suyun fazla olması	Suyun az olması
Bol ışık	Karanlık
İç ortamdaki CO_2'nin az olması	İç ortamdaki CO_2'nin fazla olması
	Absisik asitin varlığı

stomaya uzakta olanlardan daha kalındır (Şekil 28.5 A). Bundan başka, gardiyan hücreler, kendilerinin ışınsal olarak genişlemesini önleyen elastik olmayan lif demetleriyle sarılmıştır. Gardiyan hücrelerin içerisine su akışı, stomanın açılmasına neden olur. Bu su akışı, genellikle potasyum iyonlarının hücre içerisine aktif olarak pompalanarak hücre içerisinin su potansiyeli düşürülmesi yoluyla sağlanır. Gardiyan hücreler su ile şiştiği zaman (bu olay normal olarak, eğer köklerden yeterli miktarda su elde edilirse, ortaya çıkabilir), hacimdeki bu artışa uygun olarak hücre yüzeyinin genişlemesi, stomadan uzakta bulunan ve duvarları nispeten ince olan kenarların uzamasıyla sınırlı kalmaktadır. Sonuç olarak gardiyan hücreler bükülür (Şekil 28.5 B) ve stoma açılır(Şekil 28.6). Gaz değişimi, bu durumda gerçekleşebilir ve yaprak, fotosentez için karbondioksit elde edebilir. Mevcut su az olduğunda ya da su bitkiden çok çabuk kaybediliyorsa, gardiyan hücreleri büzülerek stomanın kapanmasına neden olur, böylece daha sonraki su kaybını yavaşlatır. Doğal olarak, bu kapanma, karbondioksitin yaprak içerisine difüzyonunu da sınırlar ve böylece fotosentezide sınırlar.

Geceleyin, su kaybı sorunu nadiren ciddi olmasına karşın yine de stomalar genellikle dardır; çünkü fotosentez için gerekli olan maddelerden birisi yani güneş ışığı mevcut değildir. Gardiyan hücrelerin turgor durumundaki hızlı değişimlerin suya bağlı olduğu kadar güneş ışığının mevcudiyetine de nasıl bağlı olduğu halen bir miktar tartışma konusudur. Fakat, en azından birçok gardiyan hücresinde bulunan potasyum pompalarının işlevini kontrol eden, yakın zamanda keşfedilmiş mavi ışık reseptörlerinin, ancak ışık olduğu zaman potasyum iyonlarını dışarıdan içeriye alınmasına neden olması iyi bir kanıttır. Diğer bir hipotez, ipuçlarını, gardiyan hücrelerinde görülen alışılmışın dışındaki nişasta metabolizmasından almaktadır. Nişastayı genellikle karanlıkta şekere dönüştüren çoğu hücrelerin tersine, gardiyan hücreleri bu işi de ışıkta yapar. Fotosentezde karbondioksit alımından kaynaklanan asitlikdeki düşüşün (pH'da artış), gardiyan hücrelerinde nişastayı şekere dönüştürmekten sorumlu olan enzimleri gittikçe daha aktif hale getirdiği görülmektedir. Depolanmış nişastanın şekere dönüştürülmesi, gardiyan hücrelerin sitoplazmasının su potansiyelinin hızlı düşüşüne yol açmaktadır; böylece ozmoz yoluyla gardiyan hücrelerinin içerisine su hareket ederek hücrelerin şişmesine ve stomanın açılmasına neden olmaktadır. Strese karşı, yanıt olarak üretilen bir bitki hormonu olan absisik asitin, stomaları kapamayı uyarabildiğine ilişkin kanıtlar da vardır. Stomaların açılmasını etkilediği bilinen çeşitli faktörler Tablo 28.1'de özetlenmiştir.

Çoğu bitki, her gün, stomalardan ***transpirasyon*** adı verilen buharlaşma yoluyla büyük miktarda su kaybeder. Gerçekte, bir yere bağlı olarak yaşam sürmelerine karşın bitkiler her gün birim ağırlık başına hayvanlara göre 10-20 kat daha fazla su kaybederler. Bunun nedeni, bitkilerin birim başına karşılık gelen gaz değişim dokularının çok daha büyük alanlara sahip olmasıdır. Su, sürekli olarak bu nemli zarlardan buharlaşmaktadır. Çok fazla yüzey alanına gereksinimleri vardır. Çünkü, fotosentezde gerekli olan CO_2'nin atmosferdeki yoğunluğu hayvanların gereksinim duyduğu O_2 yoğunluğundan çok daha düşüktür (%0.03 karşı %21). Böylece oransal olarak daha büyük "yakalama yüzeyi", gereklidir.

Transpirasyon yoluyla kaybedilen su, yerine tekrar konmalıdır; eğer mezofil dokusu kurursa, gaz değişimi durur. Eskisinin yerine konacak olan su kökten alınarak ksilemler vasıtasıyla, bir sonraki bö-

lümde anlatacağımız olayla yukarıya doğru çekilir. Karasal bitkiler, bu su akışı sayesinde, kökler vasıtasıyla topladıkları inorganik maddeleri gövdeye, yapraklara ve tomurcuklara taşırlar. Transpirasyon, aynı zamanda değerli bir soğutma düzeneyi olarakta hizmet eder; çünkü yapraklar doğrudan güneş ışınlarına maruz kaldığı zamanda bile, içerisindeki sıcaklığın aşırı bir şekilde yükselmesini önler.

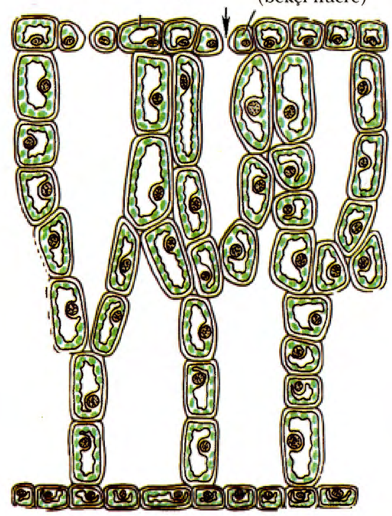
Stomanın gün boyunca kapalı olması, su az olduğu zaman fotosentezi yavaşlatır; fakat tamamen durdurmaz. Stomaların kapanması, hücre solunumunda da üretilen CO_2'nin dışardan alınımını sınırlar; bu nedenle fotosentezin hızı, solunumun hızına yaklaşık olarak eşit oluncaya kadar azalır. Diğer taraftan solunum, fotosentezin ürünü olarak üretilip salınan oksijen miktarıyla sınırlanır. Buharlaşma yoluyla soğutma olmaksızın hücre sıcaklığı, birçok enzim için optimum olan sıcaklığın üstüne çıkabilir, böylece her iki olay da inhibe olur. CO_2 stoğundaki azalma, karbonhidrat sentezinde azalma ile sonuçlanan fotorespirasyona (fotosolunum) neden olur (bak. Bölüm 7, s. 205). Bölüm 7'de gördüğümüz gibi, CO_2 bol bulunmadığında karbon tespit etmek için bir diğer yol, C_4 bitkilerinde ortaya çıkmıştır. Bu C_4 fotosentezi, aşırı su kaybını önlemek için geliştirilen uyumu tamamlayıcı olarak ortaya çıkan bir metabolik uyum şeklinde kendisini sergilemektedir.

Stoma konusundan ayrılmadan önce, onunla ilgili diğer birkaç evrimsel uyuma göz atalım. Birçok bitkide stomalar, özellikle alt epidermis içerisinde yer alırlar. Yaprağın kenarı, genellikle güneşten gelen ışınları yansıtır ve burada kurumaya karşı eğilim, daha az şiddetli olur. Bundan başka, birçok bitkinin alt epidermisi, yalıtılmış havayı kapan kısa kıllarla kaplanır. Bu sınırdaki hava tabakası, stoma deliğinden doğrudan geçecek hava akışını azaltıcı işlev görmektedir ve böylece kuruma yavaşlamaktadır. Özellikle nemli ya da özellikle kuru habitatlarda yaşamak için uyum sağlamış bitki türleri, genellikle, stomalar bakımından özel uyumlar göstermektedir. Çok kurak habitatlarda yaşayan zakkumda (*Nerium*) stomalar, alt epidermis içerisindeki kılla astarlanmış derin çöküntüler içerisine yerleşmiştir. Böyle bir uyum, stomalardan geçecek hava akışını ortadan kaldırmıştır. Buna zıt olarak, sular içerisinde yaşayan *Potamogeton*'da yüzücü yaprakların stomaları, çok ince olan üst epidermiste yer alır ve alt epidermiste stoma bulunmaz (Şekil 28.7).

GÖVDE VE KÖK

Bu tartışmadan, bitkilerde gaz değişim alanına sadece yaprakların sahip olduğu sonucu çıkarılmamalıdır. Biz, gaz değişim mekanizmalarının sorunlarını ve bu sorunları, çözüm yollarını ortaya koymak için, çok iyi uyum yapmış bu organları biraz daha ayrıntılı olarak incelemek üzere seçmiş bulunmaktayız.

Çok sayıda hücre arası boşluk oluşturmak üzere hücreler gevşek bir şekilde dizilip çok sayıda küçük alanlar meydana getirmemiş olsaydı, birçok yaşlı gövde üzerinde bulunan nispeten geçirimsiz kabuk tabakası, gövdeye oksijen sağlamanın yolunu büyük ölçüde kes-



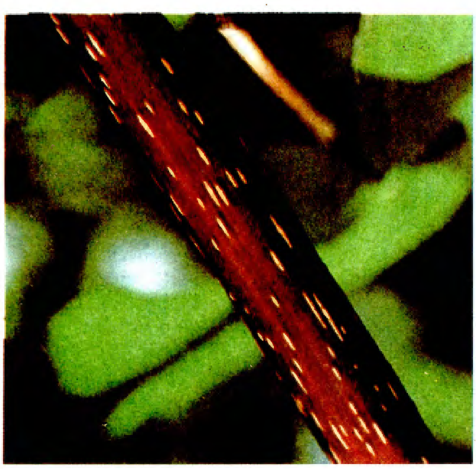
28.7 *Potamogeton* adı verilen su bitkisinin yüzücü yaprağının enine kesiti
Stomalar, üst yüzeydedir ve mezofil, çok büyük hücrelerarası boşluklara sahiptir. Epidermis hücrelerinin içinde kloroplastlar vardır.

miş olacaktı. Bu hücreler arasında bulunan hava boşluklarında, gazlar serbestçe hareket edebilir. Gevşek bir şekilde biraraya gelen böyle her bir hücre grubuna ***lentisel*** adı verilir (Şekil 28.8). Büyük gövdelerin iç tabakalarındaki hücrelerin çoğu ölü olduğundan, hücrelerarası hava boşluklarında bulunan oksijenin, gövdenin daha iç kısımlarına doğru sızmasına fazla gereksinme duyulmaz.

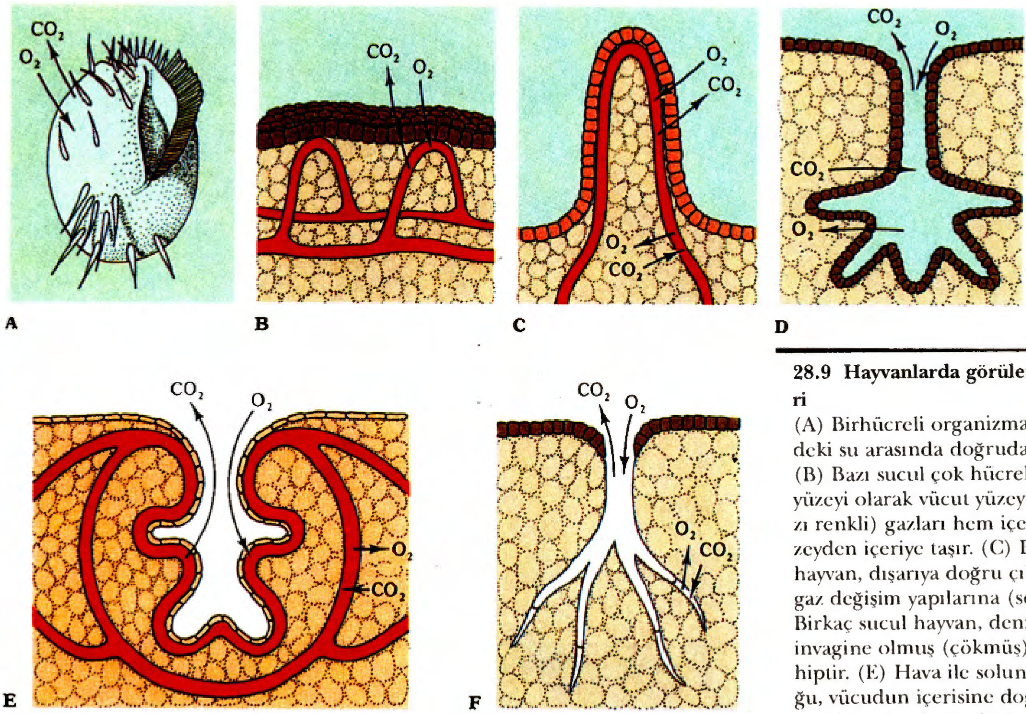
Bu iş için özelleşmiş özel yapılara sahip olmamalarına karşın, kökler de gaz değişimi gerçekleştirir. Gazlar, kök kıllarının ve diğer epidermal hücrelerin nemli zarlarından difüzyonla kolayca geçebilirler. Bunanla birlikte, köklerin yeterince oksijen alabilmesi için, içinde geliştikleri toprağın çok iyi havalandırılması gereklidir. Porların kapladığı alan miktarına, toprak partiküllerinin su tutma özelliğine ve diğer birçok faktöre bağlı olan hava bulundurma özelliği, farklı toprak tiplerinde değişiklik gösterir. Örneğin, çok yüksek oranlarda kil partikülleri içeren topraklar, çok fazla por alanına sahiptir; fakat çok küçük kil partikülleri öylesine fazla hidrofiliktir ve nemli dönemlerde öylesine fazla su absorblar ki hava boşlukları su ile dolar. Bu su tutma olayı, toprağın genellikle hava içeriğini birçok bitki türünün bodur kalacağı ya da tamamen yaşayamayacağı bir noktaya indirgeyebilir. Bazı az hava içeren topraklarda, por alanları ile toprağın üzerindeki atmosfer arasında gaz dolaşımı öylesine fazla yavaşlar ki por alanındaki hava, oksijen taşıması bakımından yetersiz olmaya başlar ve çoğunlukla zarar verecek kadar yüksek miktarda karbondioksit içerir. Bitkilendirmeden önce toprağı alt-üst etmenin yararlarından birisi, hava dolaşımının artırılmasına olanak sağlanmasıdır. Su tutan topraklarda ya da suların içerisinde yaşamaya uyum sağlamış olan bitkiler, genellikle, köklerine oksijen götürmek için özel yapılara sahiptirler. Örneğin, derin sularda yaşayan pirinç bitkisi, suyu yukarıya yükselterek aşağıya hava geçişine izin veren küçük borular meydana getirir; diğer birçok bitki türü, bu işi başarmak için hava kökleri üretirler. Bu, daha az özelleşmiş bir yoldur.

Bitkiler, hayvanların tersine, genellikle özelleşmiş herhangi bir gaz taşıma organına gereksinme duymaz. Kara bitkilerinin dokularındaki hücrelerarası boşlukların çoğu, hayvan dokularında sıvı ile dolu olan boşluklara zıt olarak, hava ile doludur. Hava ile dolu olan bu alanlar lentiseller ve stomalar aracılığıyla dışarıya açılan ve bitki gövdesinin en iç kısımlarına kadar uzanan hücrelerarası hava boşluk sistemini oluşturmak üzere birbirlerine bağlanmıştır. Bu nedenle, dışardan gelen gazlar, herhangi bir zar engeliyle karşılaşmaksızın havadan bitkinin iç kısımlarına doğrudan geçebilirler. Bu gazların su ya da hücre sıvısı yoluyla uzun mesafelere difüzyon yapması gerekmez; çünkü gazlar hücrelerin yüzeyindeki ince su tabakasına ulaşıncaya kadar çözünmüş halde değildir. Oksijen, havada sudakinden 10.000 kat daha hızlı difüzyon yapabildiğinden hücrelerarası hava-boşluk sistemi, tüm hücrelerin hatta iç organlarda olanların bile yeterince oksijen almasını garantiler. Eğer oksijen, bitki organlarının yüzeyinden sıvılardan geçerek difüzyon yapma zorunluluğunda olsaydı, sadece bir milimetreden daha az kalınlıktaki dokulara girebilecekti; daha içeride yer alan hücrelerin tümü oksijenden yoksun kalacaktı ve solunum yapamayacaktı. Gerçektende deneyler eğer hava-boşluk sistemi engellenecek olursa, en içteki hücrelerin bir süre sonra ölmeye başladığını göstermiştir.





28.8 Lentiseller
Üstte: Mürver ağacının (*Sambucus*) gövdesinden alınan bu kesitte, daha dışta yer alan (yüzeydeki koyu renkli hücre tabakası) su geçirimsiz kabuk, ortada yer alan lentisel ile kesintiye uğratılmıştır. Böylece oldukça seyrek bir şekilde dizilmiş hücrelerin oluşturduğu tabakalar altta, çok sayıda hücrelerarası boşlukta atmosferle karşı karşıya gelir.
Altta: Tek başına lentiseller, genç bir akça ağaç (*Acer*) gövdesi yüzeyinde beyaz alanlar olarak görülebilir.



28.9 Hayvanlarda görülen gaz-değişim sistemi tipleri

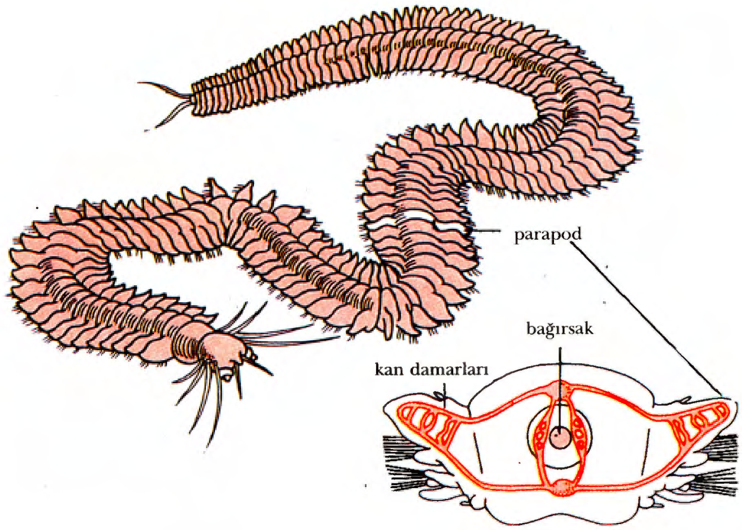
(A) Birhücreli organizmalar, hücre zarıyla çevresindeki su arasında doğrudan gaz değişimi yaparlar. (B) Bazı sucul çok hücreli hayvanlar, gaz değişim yüzeyi olarak vücut yüzeyini kullanırlar; kan (kırmızı renkli) gazları hem içeriden yüzeye hem de yüzeyden içeriye taşır. (C) Birçok sucul çok hücreli hayvan, dışarıya doğru çıkıntı oluşturmuş özelleşmiş gaz değişim yapılarına (solungaçlara) sahiptir. (D) Birkaç sucul hayvan, denizhıyarı gibi, içeriye doğru invagine olmuş (çökmüş) gaz değişim alanlarına sahiptir. (E) Hava ile solunum yapan hayvanların çoğu, vücudun içerisine doğru çökmüş ve kanla taşıma sistemine bağımlı olan akciğerlere sahiptir. (F) Karasal eklembacaklıların çoğu, vücudun içerisine doğru uzanan ve havayı kanla taşıma olmaksızın doğrudan dokulara taşıyan borucuk sistemine yani trake sistemine sahiptirler.

SUCUL HAYVANLARDA ÇÖZÜMLER

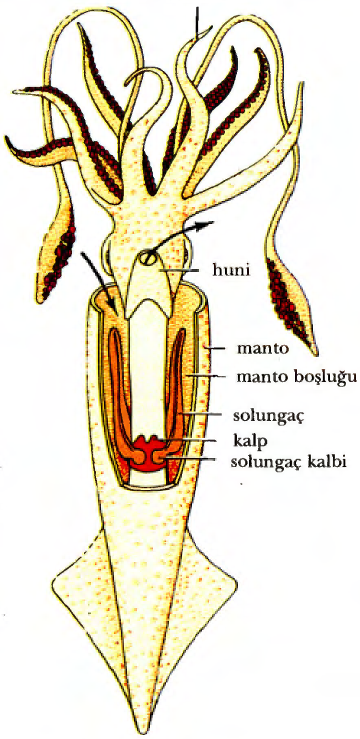
Biraz önce işaret etmiş olduğumuz gibi, birhücreli hayvanlar özel gaz değişim aygıtlarına sahip değildir; hücre zarlarında gerçekleşen basit difüzyon, gaz değişimi için yeterlidir (Şekil 28.9A). Denizanası, hidra ve planaryalar gibi daha küçük ve daha basit yapılı olan bazı çok hücreli hayvanlar, biraz daha gelişim gösterirler. Onların çok amaçlı sindirim kanalı boşlukları, daha içte yer alan hücrelerin çevredeki suya (çözünmüş oksijen içerir) maruz kalmasını kolaylaştırır. Ağızlarıya içeriye su çekerler ve sonuç olarak, bu hayvanlarda bulunan hiçbir hücre, su ortamından uzakta kalmaz. Özellikle bazı halkalı solucanların yer aldığı iri birkaç sucul hayvan, özel solunum sistemlerinden yoksundur; genellikle zengin kan damarlarıyla donatılmış olan ve vücut yüzeyini kaplayan derilerini solunumda kullanırlar (Şekil 28.9 B). Bununla birlikte, daha büyük birçok çok hücreli hayvan, gerçek solunum sistemi geliştirmiştir.

SOLUNGAÇLAR

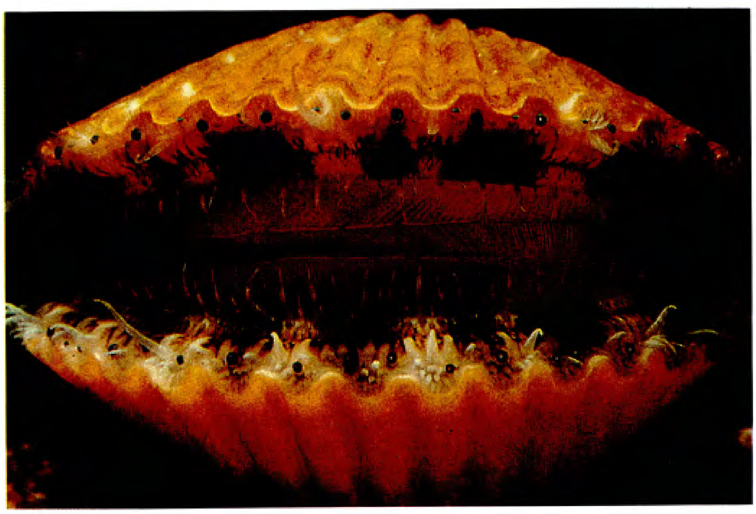
Birkaç istisnasıyla birlikte, çok hücreli sucul hayvanların solunum sistemi, genellikle solungaç olarak bilinen, gaz değiştirme yüzeylerinin dışarıya doğru çıkıntı yapmasını gerektirmiştir. Karmaşıklık bakımından solungaçlar, denizyıldızlarının kabartı şeklindeki deri solungaçlarından (Şekil 24.71, s. 695), birçok segmentli deniz solucanları-



28.10 Denizel halkalısolucanın (*Nereis*) solungaçları
Enine kesitte görüldüğü gibi herbir segmentin üzerindeki kanat benzeri parapodlar, zengin kandamarlarıyla donatılmıştır.



28.11 Bir mürekkepbalığının solungaçları
Koruyucu manto, mato boşluğunda yer alan solungaçları göstermek için kesilerek kısmen ortadan kaldırılmıştır. Çözünmüş oksijen içeren su (siyah ok), manto gevşediği zaman manto boşluğu içerisine akar. Manto kasıldığında, mantonun yaka kısmı deliği kapatır ve oksijeni azalmış olan su, huniden çıkmaya zorlanır. Manto kasıldığında suyun jet gibi dışarı fışkırtılması, hayvanın geriye doğru büyük bir güçle itilmesine yol açar.

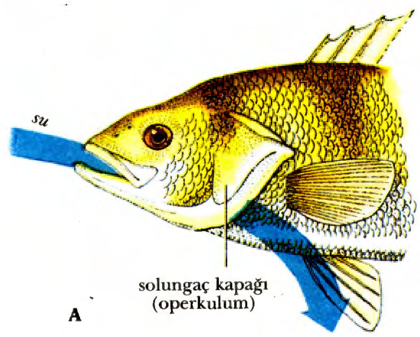


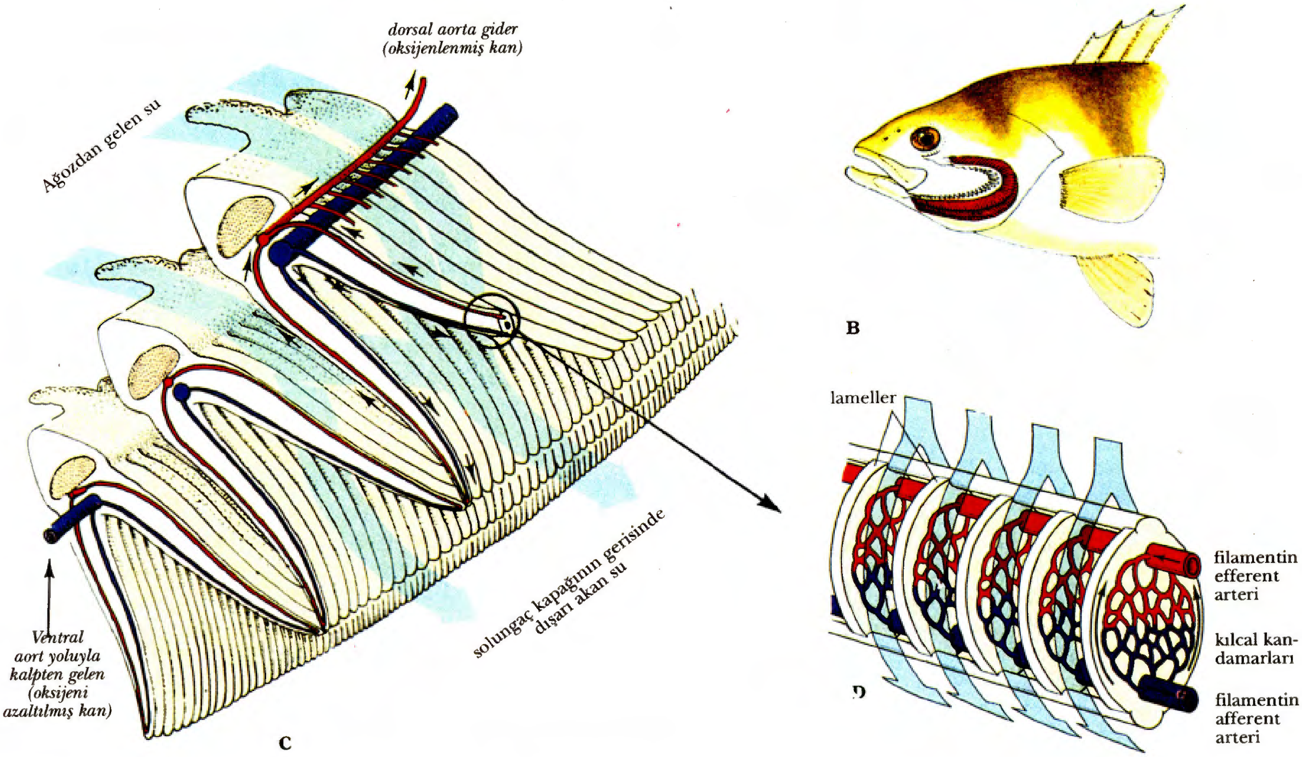
28.12 Süzüntü ile beslenen bir hayvan olan tarak midyesi (*Argopecten gibbus*)
Solungaç üzerindeki siller bu midye üzerinde suyu hareket ettirir. Su, solungaçlardan geçtiği zaman gaz değişimi -O_2 alınışı ve CO_2 salınışı- yapılır. Aynı zamanda, ikinci sil grubu, besin partiküllerini yakalar ve onları ağızın yakınındaki labial palpuslara doğru hareket ettirir. Burada yer alan diğer bir sil grubu dışarıya atılacak kaba partikülleri ayıklar; geriye kalan küçük partiküller sindirilir. (Kabuk kenarı boyunca görülen küçük mavi küreler, basit gözlerdir)

nın kanat şeklindeki parapodlarına (Şekil 28.10), mürekkepbalıklarının mantosu ile koruma altına alınmış solungaçlarına (Şekil 28.11), midyelerin kabukla korunmuş solungaçlarına (Şekil 28.12) ve balıkların çok sayıda küçük alt birime bölünmüş solungaçlarına (Şekil 28.13) kadar çeşitli şekillerde değişiklik gösterir. Yeryüzündeki canlıların evrimsel gelişimi incelenecek olursa solungaç sisteminin, birbirinden bağımsız olarak, sayısız kere ortaya çıktığı görülür. Midye, istakoz, köpekbalığı ve semender gibi çeşitli hayvanlar, solunum için solungaç kullanırlar.

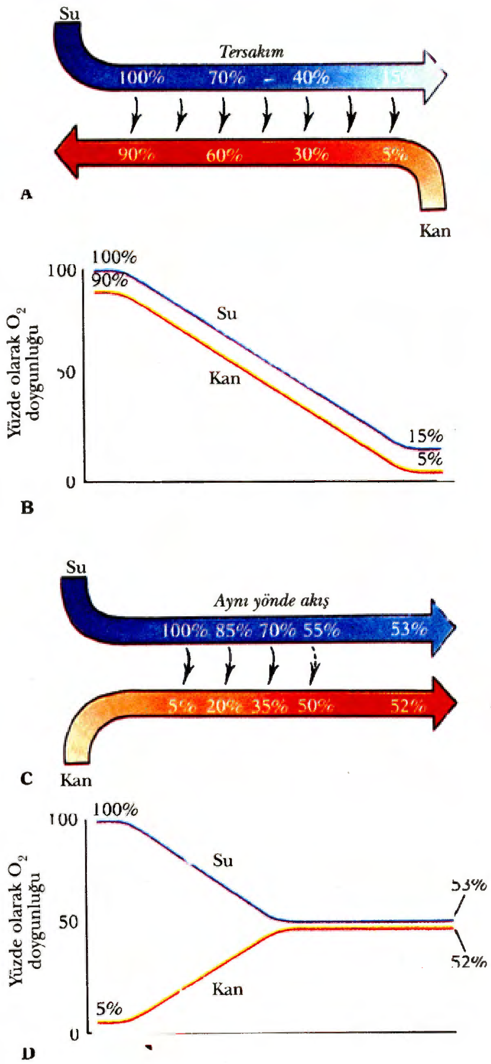
Çoğu solungaç, özellikle çok aktif hayvanların solungaçları, çok küçük alt bölümlere bölünmüş yüzeylere sahiptir; bir kaç küçük solungaç, çok büyük toplam gaz değişim yüzeyi ile suya maruz kalabilir. Böylece, kısmen geçirgen olmayan bir örtü ile korunan hayvan vücudunda, gaz değişim yüzeyi, çok sınırlı bir kısmı işgal etse bile gaz değişim yüzeyinin yüzey-hacim oranı yüksektir.

Çoğu solungacın bir diğer özelliği, zengin kan damarlarıyla donatılmış olmasıdır. Genellikle, bu damarlar içerisindeki kan, dış ortamdaki sudan yalnızca iki hücre ile ayrılır: bunlar, damarın duvarında yer alan tek bir hücre ile solungaç yüzeyindeki hücredir. Hatta ba-





28.13 Balık Solungaçları
(A) Solungaçları örten operkulumlu baş bölgesi. O_2 taşıyan su ağız içerisine çekilir, solungaçlar arasından akar ve operkulumun gerisinden dışarı çıkar. (B) Operkulumu kesilerek uzaklaştırılmış baş bölgesi; solungaçlar görülmektedir. (C) Birbirine komşu üç solungaç yayı. Herbir yay iki sıra birincil filament taşımaktadır. Bu filamentlere kan akışının temel yolu, koyu ma. renkle gösterilmiştir; filamentlerden gelen kan kırmızı renklidir. Geniş, açık-mavi ok, solungaçlardan su akış yoluna işaret etmektedir. Herbir birincil filament, çok sayıda disk şeklinde lameller taşımaktadır. Bu lameller, afferent arterden (kanı kalpten solungaçlara taşıyan atardamar) efferent artere (kalpten solungaçlara gelen kanı geri götüren) uzanan çok sayıda kılcal damar içerirler. Bir filamentin ucu, lamelleri daha açıkça göstermek için kesilmiştir. (D) Lamel içerisindeki kan ile lameller arasındaki akan suyun, birbirlerine göre nasıl zıt yönde aktıklarını yani ters akımın nasıl olduğunu göstermek için lamel büyütülmüştür. Lameller, gaz değişiminin yapıdığı gerçek yerlerdir.



28.14 Balık solungacının lameli içeresindeki ters akım yoluyla değişim sistemi
Şekiller, hem su hem de kan için oksijen doygunluğunun derecesine işaret etmektedir. Ters akımdan dolayı (A), su ve kan arasındaki O_2 derişim farkı her zaman O_2'nin (dikey ok) sudan kana geçişini öngörür ve kan, sudan en yüksek düzeyde O_2 elde edebilir (B). Eğer akış paralel olsaydı (aynı yönde akış; C) kan, sudan daha az oksijen elde edebilecekti ve solungaçları terk ederken O_2 ile tam yüklenmemiş olacaktı (D).

zen, damar duvarı tamamen ortadan kalkar ve kan ile su arasında yalnızca bir hücre kalır. Oksijen, sudan difüzyonla hareket ederek aradaki hücreye ya da hücrelere oradanda kan içerisine geçer ve burada genellikle, taşıyıcı bir pigment tarafından yakalanır. (Kan aracılığıyla taşınma olayı Bölüm 30'da tartışılacaktır). Daha sonra kan, oksijeni vücutta herbir hücreye taşır. Hücre metabolizması sonucunda üretilen karbondioksit, zıt yönde hareket eder: karbondioksit solungaçlara taşınır ve çevredeki suya verilir.

Balık solungaçlarındaki kan ile su arasında oksijen ve karbondioksit değişimi için geliştirilmiş ilginç bir düzenleme, özel olarak anlatılmaya değer niteliktedir. Solungaç lamellerinin yüzeyindeki su akışı, lamellerin damarlarındaki kan akışına zıt yöndedir (Şekil 28.14 A). Sonuç olarak, solungaçları terk etmekte olan kan, solungaçlara az önce ulaşan ve henüz oksijenini vermemiş su ile karşılaştığında, hemen hemen tamamıyla, O_2 ile doygun duruma gelir. O_2 derişim farkı, bu nedenle kan tarafından daha fazla oksijen alınabilmesini sağlar. Lamellerin diğer ucunda, solungaçlara giren oksijen bakımından fakir kan, oksijeninin büyük bir kısmını henüz kaybetmiş su ile karşılaşır; fakat bu su bile, henüz hiç O_2'ni alınmamış kandakinden daha fazla O_2 içerdiğinden dolayı buradaki oksijen derişim farkı, oksijenin sudan kana difüzyonunu öngörür (Şekil 28.14 B). Kısaca, bu ***ters-akım sistemi***, çalışmasını, lameller boyunca her noktada var olan kan ile su arasındaki elverişli derişim farkına borçludur; böylece kanın sudan alabileceği O_2 miktarı maksimuma ulaşmaktadır. Eğer iki sıvı aynı yönde akıyor olsaydı (aynı yönde akma ile değişim; şek. 28.14 C, D), bu durum olmayacaktı. Bu ters akım prensibi, yalnızca solungaçlarda ya da gaz taşınmasıyla sınırlı değildir. İleride göreceğimiz gibi, sıcaklık düzenlenmesi, suyun geri kazanımı ve vücut sıvılarının düzenlenmesinde de aynı yöntem kullanılır.

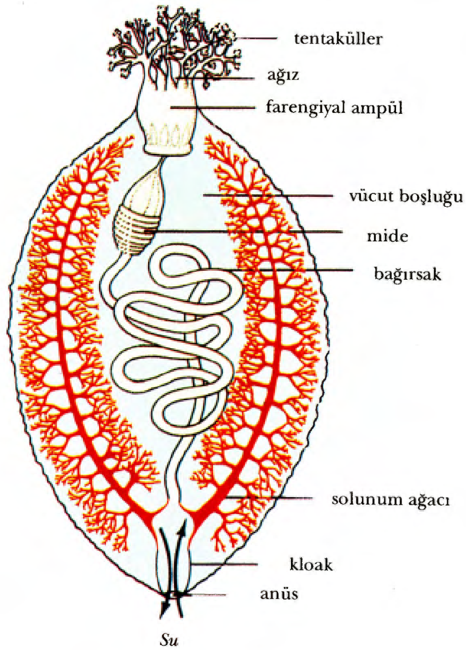
Hassas olan solungaçlar, kolayca zedelenirler; bu nedele onların korunması için çeşitli yapılar geliştirilmiştir. Bunlar, istakozların karapaksı, balıkların operkulumu (Şekil 28.13 A) gibi çoğunlukla sert örtülerdir; fakat bazen, denizyıldızlarının deri solungaçlarının çevresinde yer alan pedisellarialar ve spin dizileri gibi değişik formlarda olabilirler (Şekil 24.71, s. 695).

Yeterince oksijen elde etmek, suda yaşayan canlılar için hava ile solunum yapanlara göre iki nedenden dolayı, daha büyük sorundur: birincisi, oksijen havada yaklaşık olarak %21 oranında bulunmasına karşın sudaki çözünürlüğü düşüktür ve deniz suyunun yalnızca %0.45'ini oluşturmaktadır. Bu değer, tatlısuda birazcık daha yüksektir; fakat çok değişkenlik gösterebilir. Bu nedenle, çoğu sucul hayvan, gaz değişim yüzeyinden suyu hareket ettirmek zorundadır. Eğer bu su hareketsiz kalırsa, gaz değişim yüzeyinin çevresindeki suyun oksijeni kısa bir süre sonra tüketilecektir ve bu difüzyon hızıyla, hayvanın yaşamını sürdürebilmesine yeterli olacak oksijen sağlanamayacaktır. Çoğu balık, aktif olarak suyu ağız içerisine pompalar; su solungaçlardan geçerek operkulumun gerisinden dışarıya çıkar. Bazı hızlı-yüzücü balıklar yüzerken ağızlarını açık olarak tutarlar, böylece kendilerinin ileri doğru hareketi, suyu solungaç filamentlerinin arasından akmaya zorlar; bazı türler bu havalandırma yöntemine öylesine bağlıdırlar ki eğer hareketleri engellenecek olursa oksijensizlikten öleceklerdir. Su, hayava göre çok daha viskoz olduğundan ve çok daha zor hareket ettirildiğinden, bazı sucul organizmalar toplam metabolik enerjilerinin %20 kadarını, solungaçlarından suyu hareket ettirmek için kullanırlar.

SOLUNGAÇLARDAN BAŞKA ÇÖZÜMLER

Biyoloji, istisnalar bilimidir. Sucul hayvanların hepsi, özel solunum sistemi olarak dışa doğru çıkıntı yapmış solungaçları kullanmaz. Örneğin, deniz yıldızlarının akrabası alan denizhıyarları, solunum ağacı adı verilen, içeriye doğru çöküntü yapmış (katlanmış) bir sisteme sahiptir (Şekil 28.15). Bu dallanmış uzun tüpler, kloaktan çıkan kör keseler şeklindedir; kloakın kasılmasıyla su dışarı verilir ve içeriye alınır. Bu sistem az sayıda hayvan tarafından kullanılan basit bir sistemdir. Sindirim kanalının genişlemiş ince duvarlı posteriyor kısmına su alınıp-verilmesiyle gaz değişimi gerçekleştirilmektedir.

Su içerisende yaşayan birçok böcek, tamamıyla sucul değildir ve hava almak için belirli aralıklarla su yüzeyine gelmek zorundadır. Bunlar arasında yer alan dalıcı-kın kanatlı (*Dytiscus*), su yüzeyine geldiği zaman kabuk şeklindeki ön kanatları altına hava depolar ve sonra bu hava kabarcığı ile birlikte su altına dalarak kabarcıktan hava alır. Su altında ağ örerek bu ağın içerisine büyük bir hava kabarcığı depolayan örümcekler de vardır (Şekil 28.16). Bu hava kabarcığı içerisindeki O_2'nin kısa sürede tüketileceğini düşünebilirsiniz; fakat olay böyle sonuçlanmaz. Havanın, O_2'nin yanısıra, daha yüksek derişimde diğer gazları da taşıdığını hatırlayınız. Bu gazlar kullanılmadığından gaz kabarcığı varlığını sürdürür ve kabarcık içerisindeki O_2'nin kısmî basıncı düştüğünde O_2 çevredeki sudan kabarcığın içerisine difüzyonla girme ve stoğu yenileme eğilimindedir[1]. Kısaca, kabarcık, solungaç olarak işlev görmektedir. Birkaç eklembacaklı türünde bu düzenek öylesine mükemmeldir ki gaz depoları kalıcıdır ve bunları yenilemek için hayvanlar, yüzeye gelme zorunda değildir.



28.15 Denizhıyarının solunum ağacı

[1] Bir gazın kısmi basıncı, bu gazın diğer gazlarla karışım halinde işgal ettiği toplam hacimdeki yüzde değerinin toplam gaz basıncıyla çarpımına eşittir. Yani, eğer atmosferdeki gazların toplam basıncı 760 mmHg ise (milimetre civa, hava basıncı birimidir), ve eğer O_2 bu karışımın %20'sini teşkil ediyorsa, o zaman O_2 'nin atmosferdeki kısmi basıncı 760 x 0.20, ya da 152 mmHg'dır.



28.16. Su örümceği *Argyroneta aquatica*
Erkek örümcek, kendi ördüğü su altındaki ağın altında durmaktadır. Bu ağ, büyük bir hava kabarcığı tutmaktadır ve örümcek nefes almak içi bu kabarcığa dönmektedir. Örümcek havayı ağa, abdomeni üzerindeki kıllar arasında tutarak taşımaktadır.



28.17 *Centruroides*'in kitapsı akciğerleri ya da tarakları

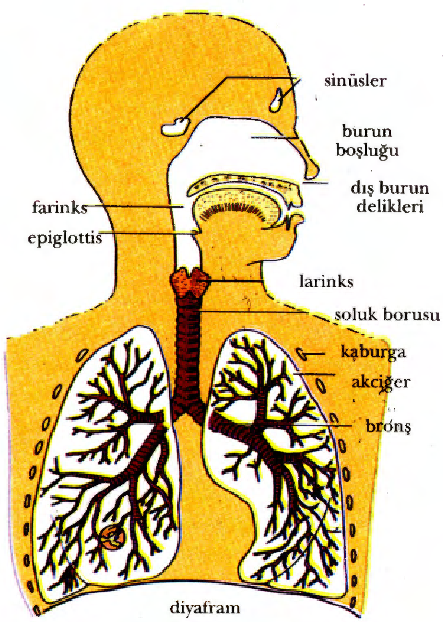
KARASAL HAYVANLARDA ÇÖZÜMLER

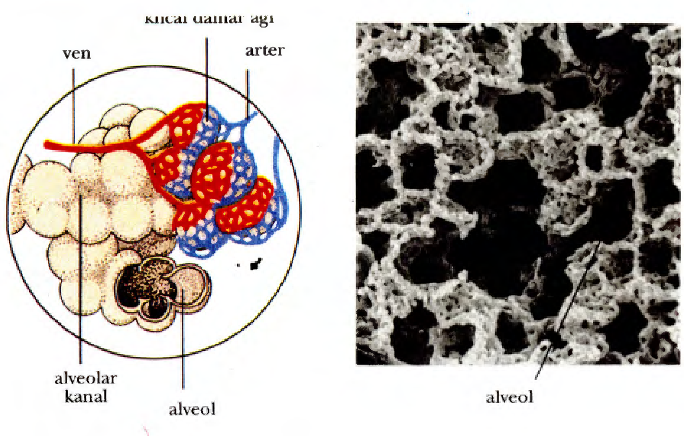
Karasal ortamda yaşayan az sayıda hayvan, hava ortamında işlev görebilen, çok fazla değişikliğe uğramış solungaç benzeri solunum organları geliştirmiştir. Bunun bir örneği örümceklerin kitapsı akciğerleridir; kitapsı akciğerde solunum yüzeyleri, vücut boşluğu içerisine doğru çökmüştür ve bir kitabın sayfasına benzerlik göstermektedir (Şekil 28.17). Fakat kuruma tehlikesi, hava ile maruz kalan yüzeylerin çoğu için önemlidir. Dallanmış yapılar ve filamentler için temel yapısal sorun, yüzey gerilimine ve yer çekimine karşı kendi biçimlerini koruyacak yeterli kuvvete sahip olmak ve gazların kolayca geçişine izin verecek yeterli derecede ince duvarlara sahip olmaktır. Onun için, çoğu karasal hayvanda solunum sisteminin içeriye çökme (invaginasyon) yoluyla meydana gelmiş olması sürpriz değildir. İçeriye çökme yoluyla meydana gelmiş olan bu sistemlerin, ***akciğer*** ve ***trake*** olmak üzere iki temel tipi vardır. Her ikisinde de sistem içerisindeki hava, nemli tutulur ve gaz değişim yüzeyinin hücreleri, içerisinde gazların çözünebildiği ince bir su tabakasıyla (film) örtülüdür. Böylece, gaz değişim olayı, karada yaşayan hayvanlarda da bir zamanlar terk etmiş oldukları sucul ortamlardaki gibi gerçekleşir.

AKCİĞERLER

İçeriye doğru çökmüş gaz değişim organları olarak akciğerler, hayvan vücudunun belirli bir bölgesinde bulunurlar; dokulara oksijen taşınması için dolaşım sistemine bağımlıdırlar. Akciğerler, birbirine akraba olmayan iki hayvan grubu için, yani kara salyangozları ve yüksek omurgalılar için, tipik solunum organlarıdır. Akciğerle solunum yapan yüksek omurgalılar arasında bazı balıklar, birçok amfibi (iki yaşamlı), sürüngen, kuş ve memelilerin tümü yer alır. En basit formlarda, akciğerler, duvarlarındaki damarlanma biraz daha artmış ve dışarıya uzanan bazı geçiş yollarına sahip odacıklar şeklindedir. Bu tipte basit bir akciğer, okyanus sahillerinin aşağı kısımlarında yaşayan bazı salyangozlarda rastlanır. Okyanus sahillerinde hava ile solunum yapmak, bu hayvanlar için nadiren zorlayıcı olmaktadır; çünkü oksijen sudan alınabilmektedir. Akciğerin evriminde böyle körelmiş ya da az gelişmiş bir başlangıçtan, iç yüzeyin bölünerek birçok küçük cebin ya da katlantının ortaya çıkması suretiyle yüzey alanının büyük ölçüde artırılması yönünde ve gaz değişim yüzeyinin çok fazla damarlanması yönünde gelişme eğilimi vardır.

Karasal omurgalıların akciğere sahip olması, sürpriz değildir; fakat bazı relikt balık türlerinin (yani, çok eski çağlardan beri yapısal olarak kayda değer bir değişiklik geçirmeksizin, yaşamını günümüzde de sürdüren türler) de akciğerlere sahip olması şaşırtıcıdır. Ger-



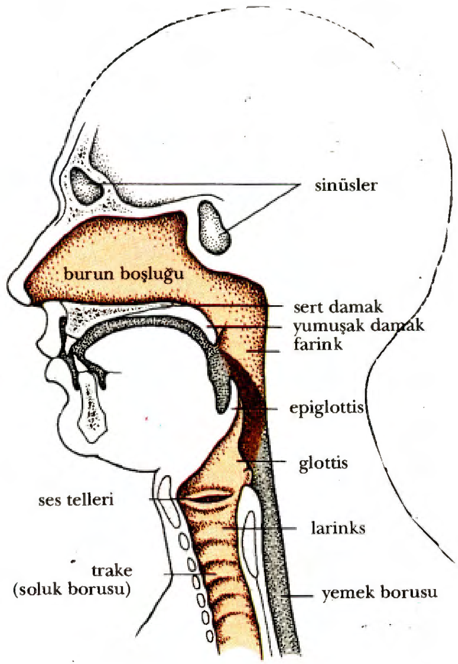


28.18 İnsan solunum sistemi
Sağındaki büyütülmüş çizimde, kesilmiş birkaç alveol ve kan damarlarıyla sarılmış diğer alveoller görülmektedir. Alveolar kanalların yanında uzananlar da dahil olmak üzere, gerçekte tüm alveoller, kılcaldamar ağıyla sarılmıştır. Daha sağda yer alan alveol fotoğrafı Richard G. Kessel ve Randy H. Kardon tarafından yayınlanan *Tissues and Organs= A text Atlas of Scannings Electron Microscopy* adlı eserden alınmıştır.

çektende, günümüzde birçok biyolog, hem günümüz balıklarının ve hem de karalarda yaşayan omurgalıların köken almış oldukları atasal balıkların, akciğerli olduklarını ve bu akciğerlerin onlara durgun sularda, az havalandırılmış sularda, gerektiğinde çok uzun süre yaşamalarına olanak sağladığına inanmaktadır. Bu ilkel akciğerler, solungaçların gerisindeki farenjiyal bölgede, sindirim kanalının ventrale doğru çökmesiyle (evaginasyon) ortaya çıkan basit bir kese şeklindeydi. Birkaç semender türü hâlâ, böyle basit bir keseye sahiptir; fakat karasal omurgalıların çoğunda kesenin iç yüzeyinde katlanmalar ve alt bölümlere bölünmeler artmıştır. Böylece gaz değişim olayı için, daha fazla yüzey/hacim oranı sağlanmıştır. Bu evrimsel eğilim, sıcak kanlı iki sınıfta, yani kuşlarda ve memelilerde, zirveye ulaşmıştır. Bu iki sınıfa ait olan türler, sabit olan yüksek vücut sıcaklıklarını korumak için daha fazla miktarda metabolik enerji harcamak zorundadırlar; bu nedenle de oksijen gereksinimleri aşarı derecede yüksektir.

İnsan solunum sistemi (Şekil 28.18), memelilerin solunum sistemi tipi için güzel bir örnek teşkil eder. Hava ***dış burun deliklerinden*** ya da nostrillerden alınır ve ***burun boşlukları*** içerisine girer; burun boşlukları, havayı ısıtmada ve nemlendirmede, toz partiküllerini filtre etmede ve koku almada işlev görür. Burun boşluğunun duvarlarındaki kemik kabartılar, hava akımında girdaplara neden olarak bu olayları kolaylaştırır. Burun boşluğu epiteli üzerinde bulunan mukoz tabaka ve epitel hücrelerinin çoğunda bulunan siller de, bu olay olurken, etkinliğini artırır; buna ilâve olarak, mukus, kısmen bakteri öldürücü özelliğe sahiptir. En şaşırtıcı olanı, tüm bu olaylardan biri olan koku almanın, en ilkel işlev olduğudur; dış burun delikleri ve burun boşluğu, başlangıçta solunum ile ilgili hiçbir işleve sahip değildi; fakat koku alma aygıtları ortaya çıkmıştı. Balıklar, burun deliklerini solunumda kullanmazlar; fakat koku almada kullanırlar; çünkü balıklar solunumda kullandıkları suyu, ağızlarından içeriye alırlar. Koku alma ve beslenme birbiriyle yakından ilişkili olduğundan, balıklarda, amfibilerde ve birçok sürüngende burun boşluğu ile ağız boşluğu arasında ayırımın çok az olması ya da hiç olmaması şaşırtıcı değildir. Bu ayırım, daha sonra, memelilerde geliştirilmiştir. Memelilerde, önde kemik damaktan, arkada yumuşak damaktan meydana gelmiş "ağız tavanı" gelişmiştir (Şekil 28.19).

Bununla birlikte, memelilerde bile, hava ve besinlerin geçiş yolları ***farinks (yutak)*** olarak bilinen bölgede birleşir. Nefes alma süresince hava, yutağı, ventral tarafta yer alan ve larinkse açılan bir delik olan ***glottis*** yoluyla terk eder. Hava, yutağa dorsal taraftan girip ventral taraftan ayrıldığından ve besinler yutağa ventral taraftan girip, dorsal taraftan yemek borusuna geçtiği için, hava ve besinlerin geçişi yalnızca aynı noktada birleşmekle kalmaz gerçekte yutakta kesişir (Mükemmel sayılmayan böyle bir düzenleme, daha önce var olan koku alma aygıtının, doğal seçme yoluyla, solunum yoluna değiştirilmesinden kaynaklanmıştır. Fakat bu, çoğu evrimsel olay için tipiktir: yeni olan, eski olandan yapılır). Oldukça titiz çalışan bir düzenek, besinleri yutağa gitmek için zorlarken besinlerin burun boşluğuna ya da larinkse girmemesini sağlar; fakat yutulduğunda da besinlerin mutlaka yemek borusuna gitmesini garanti altına alır. Bu karmaşık olayın tamamını ayrıntısıyla anlatmaya girişmeden, olaya bakacak olursak, burun boşluğunu yutağa bağlayan iç burun deliklerinin yumuşak damak tarafından kapatıldığını; yutma olayı sırasında larink-



28.19 İnsan solunum ve sindirim sisteminin üst bölümünün ayrıntısı
Havanın izlediği yol renkli; besinlerin geçtiği yol, yeşil. İki yol yutakta kesişir.

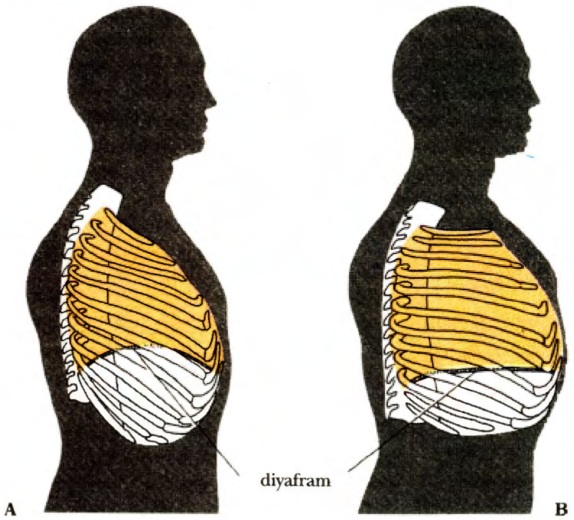
sin yukarıya doğru epiglottise karşı kaldırıldığında ***epiglottis*** adı verilen kanat şeklindeki yapının glottisi kapattığını söyleyebiliriz.

Yutağı terk ettikten sonra hava, glottisten geçerek larinks adı verilen ve karmaşık kıkırdaklarla çevrili olan bir odacak içerisine (yaygın adıyla Adem elması içerisine) girer. İnsanıda içine alan birçok hayvandan larinks, ses kutusu olarak işlev görür. Larinks, bir çift ses teli şeridi (kordonu) içerir. Larinks boşluğu içerisinde karşıdan karşıya gerilmiş olarak duran bu ses teli şeritleri , hava aralarından geçerken titreşir; şeritlerin gerilimindeki değişiklikler, çıkarılan sesin tonunda değişikliğe neden olur.

Trake, larinksten göğüs boşluğu içerisine uzanan, içerisinden hava geçen bir tüptür. İçerisini astarlayan epitel sillidir; siller, dalgalanmak suretiyle çırpıldığında yabancı partikülleri ve mukusu, akciğerlerden trakeye doğru yukarıya taşır. Trakenin (soluk borusunun) duvarında gömülü olarak bulunan C- biçimindeki bir seri kıkırdak halka, nefes alma sırasında nefes borusunun büzülmesini önler. Nefes borusu alt ucunda iki ***bronşa*** bölünür ve bu borular iki akciğere gider. (Kuşlarda, nefes borusunun alt ucunda bronşların dallandığı yerde sirinks adı verilen ses kutusu yer alır. Kuşlar, iki set halinde bulunan bu ses tellerini birbirinden bağımsız olarak titreştirebildiklerinden oldukça karmaşık ve çok güzel sesler çıkarmaları mümkündür; böylece iki ayrı melodi meydana getirebilirler). Her bir bronş tekrar tekrar dallanarak bronşiolleri meydana getirir. Bronşiollerde art arda dallanarak, oldukça küçük hava cepleri ile sonlanan ve gittikçe küçülen kanallar meydana getirirler. Bu hava ceplerinin herbiri, ***alveol*** adı verilen odacık şeklinde çıkıntılara sahiptir. Bir çift insan akciğerinde, toplam alveolar yüzey son derece büyüktür ve 100 metre kare dolayında olup derinin toplam yüzey alanından birkaç kat daha fazladır.

Alveollerin duvarı son derece incedir, genellikle yalnız bir hücre kalınlığına sahiptir. Her bir alveol, yoğun kılcaldamar ağıyla sarılmıştır. Alveoller, gerçek gaz değişiminin yapıldığı yerlerdir; bu nedenle akciğerin temel işlevsel birimleri olarak kabul edilirler. Alveol içerisine giren oksijen, alveol duvarındaki ince su tabakasında çözünür ve daha sonra difüzyonla aradaki hücrelerden kana geçer. Deneyler, hem bu hareketin hem de CO_2'in ters yönlü hareketinin her ikisinin de basit difüzyon olayıyla gerçekleştiğini göstermiştir; gazların aradaki hücre engelini aşması için aktif taşıma gerekli değildir. Alveol içerisindeki havada bulunan CO_2 konsantrasyonu ise alveol içerisindekinden daha yüksektir. Daha önceki bölümde tartıştığımız difüzyon kurallarıyla uyumlu olarak herbir gaz, yüksek konsantrasyonlu olduğu bölgeden düşük konsantrasyonlu olduğu bölgeye basitçe geçer. Vücutta, aktif taşımanın hiçbir yardımı olmaksızın sadece difüzyonla gerçekleşen çok az sayıda örnek vardır. Akciğerlerde oksijeni aktif taşıma ile taşıma yeteneği olmadığı ispatlanmıştır. Sonuç olarak, yüksek yükseltilere çıkıldığında olduğu gibi, atmosferdeki oksijenin kısmi basıncı normalin altına düştüğü zaman oksijensizlik sindromunun belirtileri hemen görülmeye başlar; çünkü pasif olarak taşıma, O_2 gereksinimini karşılamak için yetersizdir.

Soluma adı verilen mekanik olay sayesinde hava, akciğerler içerisine çekilir ve dışarıya verilir. Memelilerde bu olay, genellikle ***göğüs kafesi*** ve ***diyafram*** adı verilen iki bölgenin kaslarının kasılması ile ger-

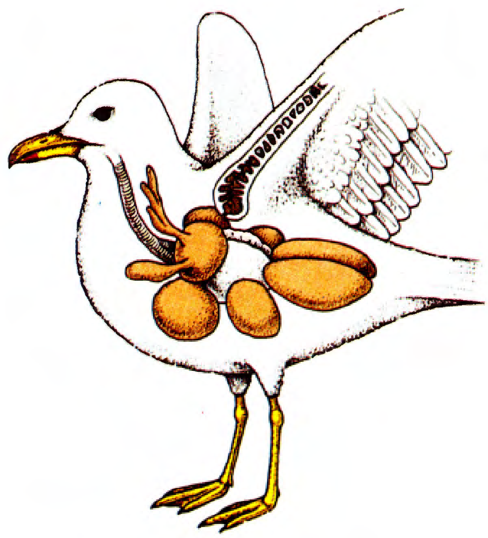


28.20 İnsanın nefes almasının mekanizması
(A) Dinlenme pozisyonu. (B) Nefes almada Kaburgalar, arasındaki kaslar sayesinde yukarıya ve dışarı doğru kaldırılır ve diyafram aşağıya çekilir. Bu her iki hareket, göğüs boşluğunun hacmini (renkli) artırır. Sonuç olarak, göğüs boşluğundaki hava basıncının azalması, dışarıdaki havanın akciğere girmesine neden olur.

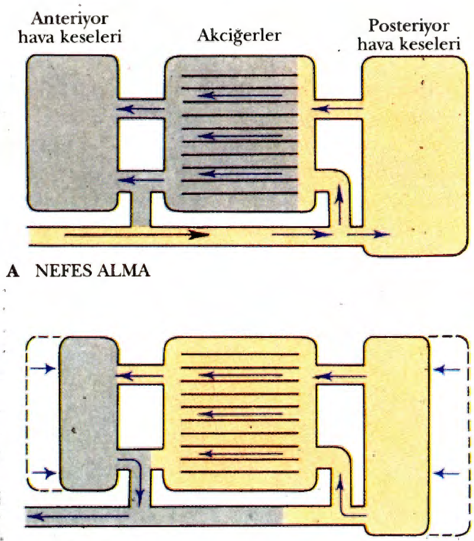
çekleştirilir. Diyafram, göğüs boşluğunu karın boşluğundan ayıran kas yapısında bir bölmedir (Şekil 28.20). Akciğerlerin içinde bulunduğu boşluk olan göğüs boşluğunun hacmi, her ne zaman artırılacak olursa nefes alma gerçekleşir; böyle bir artış, göğüs boşluğu içerisindeki hava basıncının, atmosfer basıncının altına düşmesine ve içerisine hava dolmasına yol açar. Göğüs boşluğu hacmindeki bu artış, göğüs kafesini yukarıya ve dışa doğru kaldıran, kaburgalar arasında yer alan kasların kasılmasıyla ve normal olarak yukarıya doğru kavisli diyaframdaki kasların kasılıp diyaframı aşağıya doğru çekmesiyle gerçekleştirilir. İlk mekanizma ile gerçekleşen solunuma göğüs solunumu, ikincisine ise karın (abdominal) solunumu adı verilir. Normal olarak nefes verme pasif bir olaydır; kaslar gevşer ve kaburgaların dinlenme konumuna dönmesine neden olur ve diyafram yukarıya doğru kavisli konumunu alır. Göğüs boşluğunun bu şekilde küçülmesi, akciğerlerin kendi elastikliğinden kaynaklanan eski durumuna dönebilme özelliğiyle bağlantılı olarak, akciğerler içeresindeki hava basıncının yükselmesine ve dış atmosfer basıncından daha yüksek bir düzeye çıkmasına ve havanın dışarıya verilmesine neden olur.

Tek bir normal nefes almayla hareket ettirilen hava -tidal hava-, toplam akciğer kapasitesinin çok küçük bir bölümünü ifade eder. Zorlamak suretiyle ilave hava (tamamlayıcı hava) alınabilir ve yine benzer şekilde, zorlamak suretiyle yalnız tidal ya da tamamlayıcı hava dışarıya verilmekle kalmaz aynı zamanda rezerv hava olarak bilinen ilave havada dışarı verilir. Toplam solunum kapasitesi ya da ***vital kapasite*** (***canlı kapasite***), tidal hava artı tamamlayıcı hava ve rezerv havadır; bireyden bireye büyük ölçüde değişkenlik göstermesine karşın, kaba bir yaklaşımla ortalama olarak 4 litredir. Antremanlı atletlerin akciğerleri, genellikle daha fazla gelişir ve tahmin edilebileceği gibi onların vital kapasiteleri normal bireylerinkinden genellikle daha büyüktür.

Kuşların solunum sistemlerinde hava akış tarzı, memelilerdekinden temel olarak farklıdır. Bir çift akciğere ek olarak kuşlar, vücut boşluğunun büyük bir kısmını işgal eden ve hatta bazı kemiklerin içerisine kadar uzanan ince duvarlı birkaç (çok yaygın olarak sekiz ya da dokuz tane) hava kesesine sahiptir (Şekil 28.21). Hava keseleri, kan damarları bakımından fakirdirler ve bu keseler O_2 absorblayıp CO_2 dışarıya salamazlar. Bununla birlikte, onların düzenlenmesi ve



28.21 Bir kuşun solunum sistemi
Akciğere bağlanmış birçok hava kesesinden (açık kahverengi), bazıları, kanat kemiklerinin ilik boşlukları içerisine kadar uzanır. Memelilerde olduğu gibi, solunum sistemi bilateral simetriktir (bu durum, bu taraftan görünümde belirgin değildir).



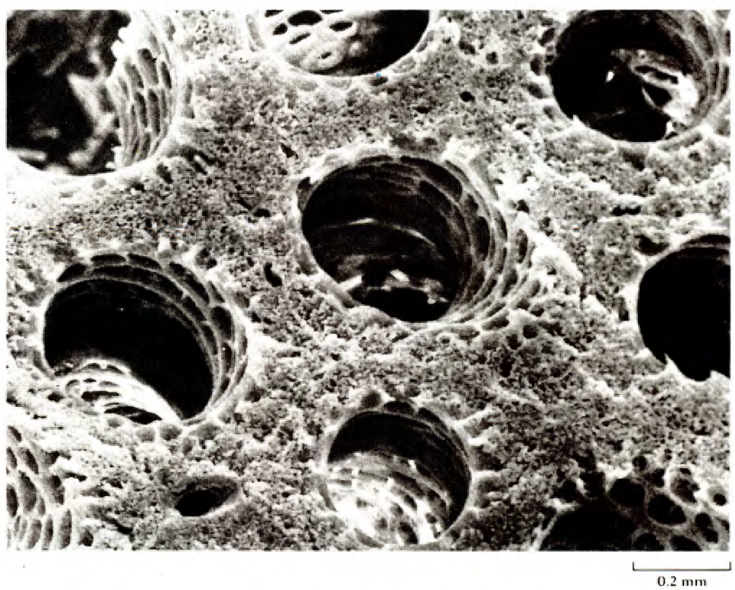
28.22 Bir kuşun solunum döngüsü
(A) Nefes alınırken, taze hava (renkli) arkada yer alan hava keselerine çekilir; az bir miktar havada akciğerin posteriyör kısmına girer. Sistemde daha önce bulunan hava (gri renkli) aynı anda akciğerler boyunca ileriye doğru hareket ederek öndeki hava keselerine dolar. (B) Öndeki hava keselerinden hava dışarıya verildiğinde, arkadaki hava keselerinden hava öne doğru hareket ederek akciğere dolar ve gaz-değişim yüzeyleriyle karşılaşır; bu hareket, hava keselerinin kasılmasından etkilenir. (A)'daki içeriye alınan hava (renkli), bunu izleyen solunum döngüsünde dışarıya verilebilecektir. Burada dikkat edilmesi gereken konu, hem nefes alırken hem de nefes verirken oksijen bakımından zengin havanın akciğerler boyunca tek yönde hareket ettiğidir. Parabronşlar içerisindeki kan, sağdan sola hareket ederken hava akışına zıt yönde hareket eder. Bu durumda, gaz değişimi, ters akım modelinden yararlanmaktadır.

körük gibi işlev görmeleri, akciğerlerde havanın devamlı olarak tek yönde akmasını olası kılar. Bu olaya biraz daha ayrıntılı olarak göz atalım.

Memeliler gibi, kuşlarda, vücut boşluğunun hacminin artırılmasıyla havayı içeriye çekerler. Şekil 28.22 A'da görüldüğü gibi, nefes alma sırasında içeriye alınan havanın büyük çoğunluğu doğrudan akciğerlere gitmez, bronşlar içerisinden akarak posteriyor (gerideki) hava keselerine gider; bununla eş zamanlı olarak, akciğerlerde bulunan hava, götürücü bronşlar adı verilen bağlayıcı geçiş yollarıyla öndeki hava kesesine geçer. Nefes verme sırasında hava götürücü bronşlar vasıtasıyla posterior hava keselerinden akciğerler içerisine geçerken öndeki hava keselerinde bulunan hava dışarıya boşaltılır (Şekil 28.22 B). Böylece hava, hem nefes alırken hem de nefes verirken akciğerler içerisinde ileriye doğru aynı yönde hareket eder. Çıkmaz sokak şeklinde odacıklardan oluşmuş olan alveoller, havanın tek yönde akışı için uygun olamayacağından kuş akciğeri, parabronş adı verilen ve akciğer dokusu içerisinde uzanan çok sayıda küçük hava borucuğuna sahiptir; gaz değişimi bu borucukların duvarlarından gerçekleştirilir (Şekil 28.23).

Kuşlar, havadan O_2 alma bakımından memelilere göre çok daha başarılıdır. Çünkü, hem akciğerlerinde havanın sürekli aynı yönde akması ve hem de parabronşların çevresindeki kılcaldamarlar içerisindeki kan akışının hava akışına ters yönde olması kuşlara, balık solungaçlarındaki ters-akım değişim sisteminde olduğu gibi, benzer yararlar sağlamaktadır. Bu üstün etkinlik, oksijenin kısmî basıncının çok düşük olduğu yüksek seviyelerde kuşlara aktif bir biçimde uçabilme yeteneği verir. Duke Üniversitesinden Vance Tucker, bir serçe ve bir fareyi deneysel olarak, 6000 metre yükseklikte görülen hava basıncına (350 mm Hg) aynı anda maruz bırakmıştır. Deney sonucunda, fare ayakta duramayıp yerde güçbela sürünürken serçenin aktif bir biçimde uçabildiğini saptamıştır.

Memelilerin ve kuşların solunumunda, akciğerler içerisine hava çekilmek suretiyle nefes alınması ***negatif-basınç uygulayarak nefes alma*** olarak bilinir. Buna zıt olarak ***pozitif-basınç uygulayarak nefes almada***



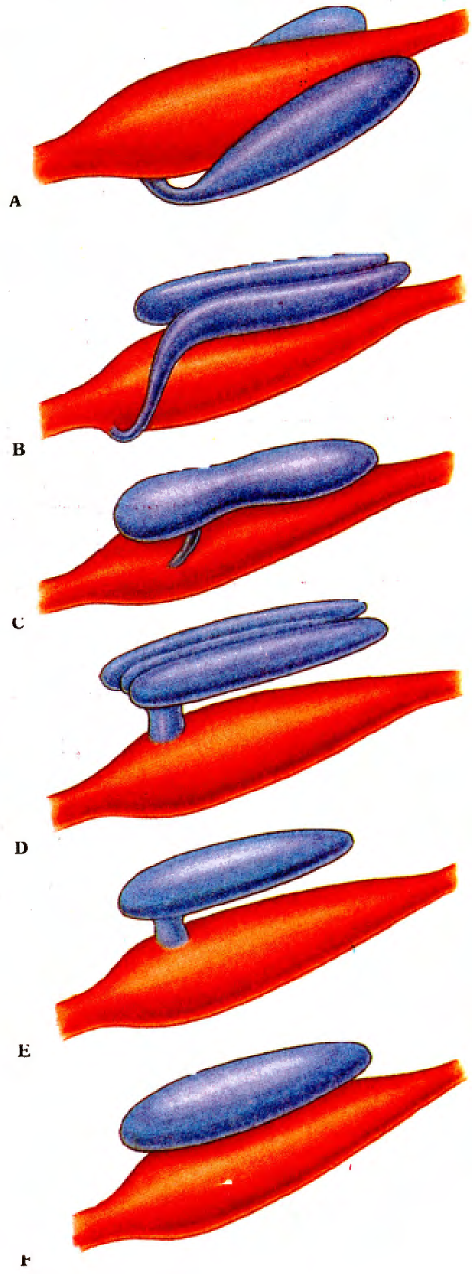
28.23 İki haftalık bir civcivin parabronşlarının enine kesitinin scanning elektron mikroskobunda görünüşü.
Kuş akciğerinde, parabronş borucuklarının içerisinde hava akışı tek bir yönde gerçekleşir. Gaz değişimi, 0.5 mm'den daha az çapa sahip bu borucukların duvarında gerçekleşir. Bir yaprağın süngerimsi mezofiline benzerliğine dikkat ediniz.

hava, akciğere girmesi için zorlanır. Bu yöntemlerin her ikiside ergin kurbağalar tarafından kullanılır. Ağız kapalı, burun delikleri açıkken, kurbağa ağzının tabanını aşağıya doğru indirerek ağız boşluğu içerisine hava çekilmesini sağlar (negatif basınç yöntemi). Daha sonra burun deliklerini kapatır ve ağız tabanını yukarıya doğru kaldırır; ağız boşluğunun hacmindeki bu indirgenme ağız boşluğu içerisinde hapsedilmiş hava üzerine basınç yaratarak havayı akciğere girmeye zorlar (pozitif-basınç yöntemi). Kurbağa, aynı zamanda, çeşitli gaz değişim yöntemlerini kullanan hayvanların güzel bir örneğini teşkil eder. Akciğerler, bu hayvanlar tarafından sadece ara-sıra doldurulur; çünkü ağız boşluğunun ince zarı ve bu organizmanın yumuşak, nemli derisi, fazla miktarda gaz değişim yüzeyi sağlar.

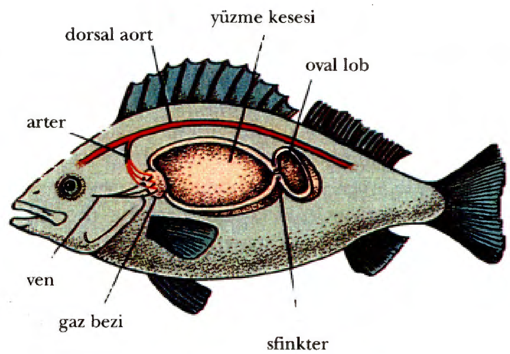
İçinde akciğerlerin askıya alındığı göğüs boşluğu, sıvıyla (genişleme özelliği yok) dolu korunmuş bir odacık olduğundan negatif-basınçla nefes alma düzeneği çalışır. Sonuç olarak, nefes alma süresince göğüs boşluğu genişlediği zaman, akciğerlerin duvarı birlikte çekilerek akciğerin hacmi artar ve ortaya çıkan negatif basınç, dışarıdaki havayı içeriye çeker. Fakat bazı göğüs yaralanmalarında olduğu gibi göğüs boşluğunu dış taraftan ya da vücudun diğer kısımlarından ayıran sigorta, ortadan kaldırılacak olursa, göğüs boşluğunun içerisine hava ya da abdominal sıvı dolar ve akciğerler büzülebilir. Bundan sonra, akciğerleri tekrar şişirmek için pozitif basınca gereksinim duyulur ve doğal olarak göğüs boşluğu yırtıklarının, nefes alınabilmesi için, kapatılarak eski haline getirilmesi gereklidir. Çoğunlukla belirli hastalıklarda, ya göğüs boşluğu içerisine ya da akciğerler içerisine sıvı boşaltıldığından aynı zamanda solunum etkinliğinin de zayıflayacağı oldukça açıktır.

Balıkların yüme kesesi Atasal balıkların akciğerli olduğunu varsayan hipoteze tekrar dönelim. Birçok araştırmacı, ilkin olarak ventral tarafta yer alan akciğerlerin, günümüz balıklarında gittikçe dorsal konuma kayarak yüzme kesesine dönüştüğüne inanmaktadır (Şekil 28.24). Yüzme kesesinin yemek borusuyla olan bağlantısı da gittikçe dorsal konuma kaymıştır; bu bağlantı, bazı türlerde halen daha varlığını sürdürmektedir. Fakat günümüzde yaşayan diğer türlerde bağlayıcı kanal kaybolmuş ve yüzme kesesine doğrudan giriş-çıkış, artık mevcut değildir.

Sitoplazma, tatlısudan önemli ölçüde ve deniz suyuna göre de kısmen yoğundur. Sonuç olarak sucul organizmalar, yukarıya doğru yüzmek için enerji harcamadıkça ya da onlara su içerisinde batmama özelliği veren düşük yoğunluklu organlara sahip olmadıkça, suya batma eğiliminde olacaklardır. Aynı zamanda suyun yoğunluğu, sıcaklık ve derinlikle değişiklik gösterdiğinden, gazlar üzerine kurulmuş olan herhangi bir buoyansi (suya batmadan kalma) sistemi su basıncından (derinlerdeki) kuvvetlice etkilenecektir. Yüzme kesesi balığın bulunduğu herhangi bir derinlikle çevresindeki suyun yoğunluğuna



28.24 Yüzme keselerinin evrimi
Yüzme keseleri renkli, yemek borusu renksizdir. Bir varsayıma göre, günümüz balıklarının yüzme kesesi, ventral tarafta yer alan ilkel akciğerden (A) türemiştir. Bu akciğer, günümüzde yaşayan bazı akciğerli balıklarda olduğu gibi, ventral taraftaki yemek borusuyla bağlantısını sürdürmekle birlikte ilk olarak hayvanın sırt kısmına hareket etmiştir (B). Yemek borusuyla olan bağlantı, daha sonra yan tarafa doğru kaymış olabilir (C) ve sonunda günümüzde yaşayan balıklardaki tipik yüzme kesesi gibi dorsal konuma gelmiştir (D ve E). Günümüzde yaşayan bazı balıklarda yemek borusuyla olan bağlantı tamamen kaybolmuştur (F).



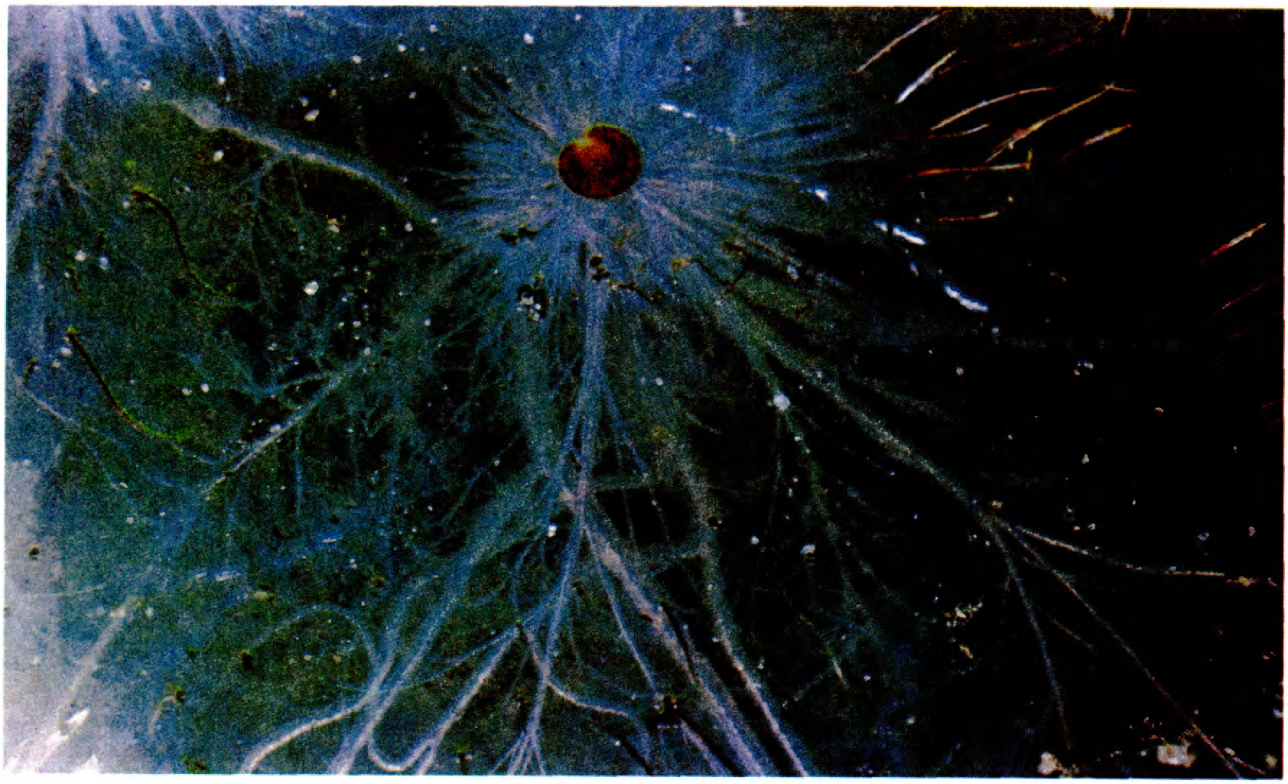
28.25 Tipik bir yüzme kesesinin çalışması
Gaz, gaz bezi sayesinde, kandan alınarak yüzme kesesinin içine verilir. Gaz, yüzme kesesinden, oval lobun duvarından absorbsiyon yapılmak suretiyle uzaklaştırılır. Bu iki olay yüzme kesesinin hacmini kontrol eder ve bu suretle balığın buoyansisini sağlar. Kapakçık, yalnız gaz uzaklaştırıldığı zaman, genellikle açıktır.

göre kendi yoğunluğunu ayarlamak suretiyle, su içerisinde batmadan kalmasını olası kılmaktadır. (Tahmin edeceğiniz gibi, dipte yaşayan balıklar, çok nadir olarak yüzme kesesine sahiptir). Eğer balık yukarıya doğru yüzecek olursa, basınç azalmasına yanıt olarak yüzme kesesi şişecektir ve yüzme kesesini tekrar normal büyüklüğüne getirtmek için gazlar yüzme kesesinden uzaklaştırılmalıdır; aksi taktirde balık, su yüzeyine daha hızlı çıkacaktır. Buna zıt olarak, eğer balık aşağı doğru yüzerse, gazlar yüzme kesesine ilave edilmelidir. Gazların ilave edilmesi, yüzme kesesinin duvarında yer alan ve çok sayıda kan damarıyla yakından ilişkide bulunan özel bir bez (gaz bezi) ile sağlanır. Gazların boşaltılması, genellikle yüzme kesesinin her yerinde ya da oval lob adı verilen özelleşmiş ayrı bir bölgede olur (Şekil 28.25).

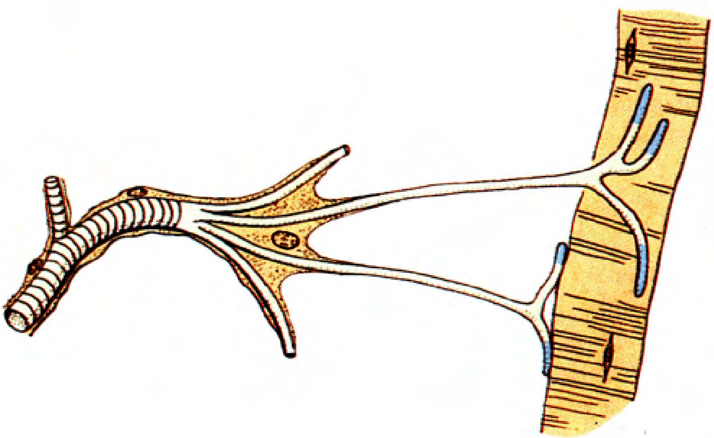
Yüzme kesesindeki gazların analizi, çok yüksek konsantrasyonda O_2 olduğunu ortaya koymuştur. Bu konsantrasyon, çoğunlukla, çevredeki sudakinden daha yüksektir. Daha ilginç olanı ise, moleküler azotun (hayvanların bünyesinde kimyasal olarak inaktiftir) ve hatta bazen de argon gibi bağ yapmayan gazların daha yüksek konsantrasyonda olduğuydu. Normal olarak, derişim farkına zıt yönde madde biriktirilmesi, aktif taşımayla başarılabalir. Fakat oksijenin aktif taşımayla taşınması (akciğerin yapamayacağı bir iş), oldukça olağan dışı bir olay olacaktır. Ayrıca, aktif taşıma, taşınacak maddelerin kimyasal reaksiyona girmesini ister. Burada, azot ve organ gibi kimyasal olarak inaktif gazların yer alması bu olayı olası kılmamaktadır. O zaman, bu gazlar, balığın yüzme kesesinde nasıl biriktirilebiliyor? Bu soruya kısmen yanıt, Norveç'teki Oslo Üniversitesinden Johan B. Steen'in araştırmalarından geldi. Steen, yılanbalığındaki gaz bezine giren ve gaz bezinden çıkan ince kılcaldamarlardan az miktarda kan almayı başardı. Onun analiz sonuçları, görünüşte derişim farklılığına zıt yönde olmak üzere, gazların kandan salındığına işaret etti; çünkü kana gaz bezi tarafından salgılanan laktik asit, kanın gaz taşıma kapasitesini büyük ölçüde indirgemekteydi. Kısacası, aktif taşıma işin içerisine girmez; gaz salgılanması, açıkça, kimyasal olmaktan çok fiziksel bir olaydır.

TRAKE SİSTEMİ

Hava ile solunum yapmak için gelişmiş, içeriye doğru çöküntü yapmış solunum sistemlerinin ikinci genel tipi, trake sistemidir. Çoğu karasal eklambalıklar için tipik olan bu solunum sistemi, hayvanlar aleminde birçok kez birbirinden bağımsız olarak ortaya çıkmıştır.



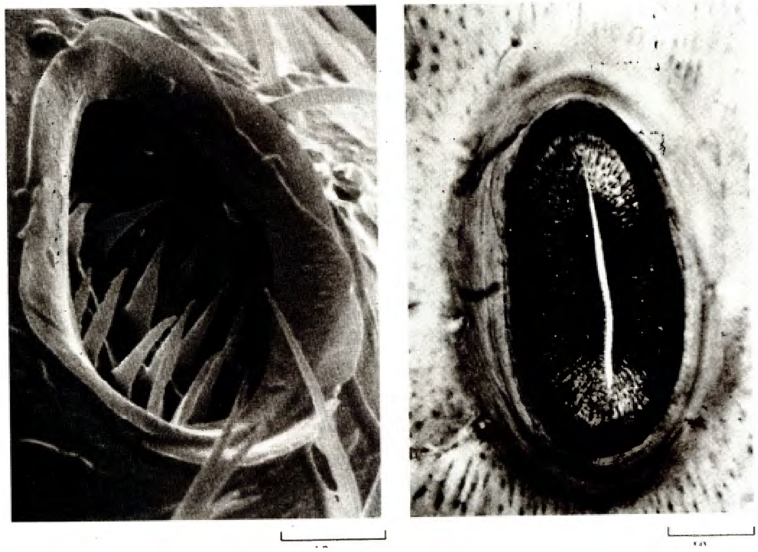
28.26 Bir böceğin trakesi ve spirakulumu
Üstte merkezi kısımda bir spirakulum (kahverengi) ve ondan çıkarak böcek vücudunun birçok kısmına dallar gönderen çok sayıda borucuklar -trakeler- görülmektedir. Spirakulumlar genellikle vücut segmentlerinin yan taraflarında yer alırlar; sayıları çeşitli böceklere göre değişiklik gösterir. Uçtaki dalın ya da trakeollerin şekli için Şekil 28.27'ye de bakınız.



28.27 Terminal (uç) trakeoller
Büyük trakelerin (soldaki segment) aksine, trakeoller kendi duvarlarında kalınlaşmış destekleyici halkalara sahip değildirler. Trakeollerin dallanan uçları hedef hücrenin yüzeyine uzanır ve onlara oksijen getirir. Bu uçlar genellikle çok az miktarda sıvı (mavi) içerirler; hedef hücrenin oksijen gereksinimi arttığı zaman bu sıvının birazı trakeollerden çekilir ve böylece daha fazla hava, hücre ile doğrudan temas etme durumuna gelir.

Burada, biz, belirli bir alana yerleşmiş solunum organı bulamayız ve kan yoluyla gazların taşınması çok az ya da önemsizdir. Buna karşın, sistem, ***trake*** adı verilen ve vücut boyunca dallanan çok sayıda küçük borucuklardan meydana gelmiştir (Şekil 28.26). Trakeler ve bunları izleyen daha küçük trakeoller, herbir hücreye doğrudan hava taşıyan dallara dallanırlar; burada hücre zarlarından difüzyon gerçekleşir (Şekil 28.27).

Vücut duvarında bulunan delikler olan ve genellikle kapakçıklarla açılıp kapatılan ***spirakulumlar*** vasıtasıyla hava, trake içerisine girer (Şekil 28.28). Daha büyük böceklerin bazıları, kasların kasılıp gevşe-



28.28 İki böceğin spirakulumları
Solda: Tamamen açık durumda olan karınca spirakulumunun scanning elektron mikroskobunda görünüşü. Sivri uzantılar, dış koşulları algılayan duyu kıllarıdır ve gerektiğinde spirakulumu kapatmak üzere tetikte beklerler.
Sağda: Hemen hemen tamamen kapanmış bir çekirge spirakulumu; siyah alanlar kapakçıklardır. Bir yaprağın stomasına benzerliğine dikkat ediniz (Şekil 28.6).



28.29 Genişlemiş trakeli solungaca sahip buffalo sineği (*Siphona exigua*) larvası
Bu juvenil sinek gibi, birçok sucul böcek larvası trakeli solungaçlılarla solunum yapar. Bu yapılar iki amaca hizmet eder: çözünmüş oksijen absorbsiyonu için gayet ince yüzey sağlarlar ve çevresinden besinleri süzen bir besin süzme tarağı olarak işlev görürler.

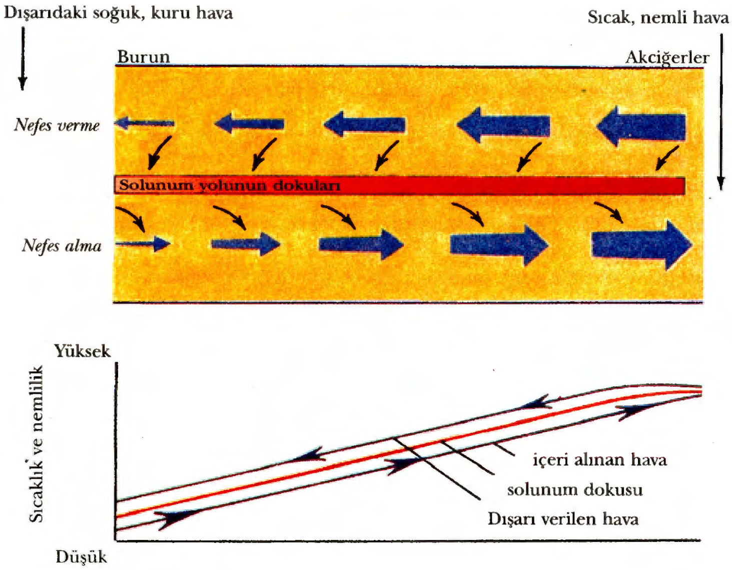
mesiyle trake sistemlerini aktif olarak havalandırırlar; fakat küçük vücutlu çoğu böcek ve epeyce büyük olan bazı böcekler görünüş olarak bu işi yapmazlar. Hesaplamalar, oksijenin havadaki difüzyon hızının, trakelerin uçlarında dış atmosferdekinden önemsiz derecede aşağıda da olsa, gerekli O_2 konsantrasyonunu karşılamak için yeterli olduğunu göstermiştir. Bununla birlikte, bu tipte bir solunum sistemi, kuşkusuz böceğin erişebileceği vücut büyüklüğünü sınırlayıcı bir faktördür.

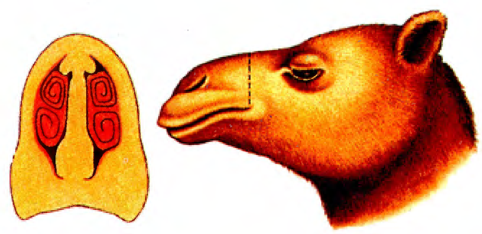
Kız böcekleri ve birgünsinekleri gibi bazı böceklerin sucul larvaları, çok sayıda trake borucuklarıyla donatılmış yaprak şeklinde ya da telek şeklinde yapılar olan trakeli solungaçlara sahiptirler (Şekil 28.29). Bizim daha önce tartışmış olduğumuz diğer solungaç tiplerinde absorblanan oksijen kan içerisinde taşınmasına karşın, trakeli solungaçlar tarafından absorblanan oksijen, dışarıdaki sudan gelir ve genel trake sistemi içerisinde gaz halinde hareket eder.

SU TASARRUFU

Karasal ortamda bulunmada, organizmaların karşılaştığı en ciddi sorunlardan birisi, doku yüzeyini nemli tutmak için sürekli gerekli olan suyun kaybedilmesiydi. Karasal ortamlarda yaşayan bitkilerin ve hayvanların çoğu için, su tasarrufu bakımından özelleşmenin olması bir zorunluluktur. Gaz değişimi büyük ölçüde, geniş yüzeylere bağlı olarak gerçekleştirildiğinden, eğer bir organizma yaşamını sürdürecekse solunumla ilgili su kaybını en aza indirgeme yeteneği kendisi için çoğunlukla kritik olacaktır. Daha önce gördüğümüz gibi, bitkiler, nem azaldığı zaman stomaları kapatmak suretiyle süngerimsi mezofilin gaz-değiştirme dokusundan su kaybını büyük ölçüde engeleyebilirler. Sonuç olarak, CO_2'te gereksinim, O_2 üreten fotosentezin CO_2 üretme düzeyine düşmesi ve O_2 tüketen hücre solunumu olayı ortaya çıkar; fakat bitkiler korunur.

Hayvanlar için sorun, daha ciddidir: heterotroflar metabolizmada kullanmak için kendi oksijenlerini meydana getiremezler; nefes almak zorundadırlar. Gaz değişim yüzeylerinden su kaybedilmesi,





28.30 Kurak iklimlere uyum sağlayan bir hayvanın solunum yolunda ters akım sistemiyle alış-veriş Üstte: Bir devenin burnunun enine kesiti, burun zarlarının burun içerisindeki yüzey alanını artırmak için nasıl katlanmalar yaptığını göstermektedir. Yukarıda solda: Burun yoluyla içeriye alınan hava (aşağıdaki oklar) kurudur ve çoğunlukla hayvanın vücut sıcaklığından daha düşük sıcaklığa sahiptir. Solunum yolunu astarlayan dokular ile alış-verişle, nem ve ısı içeriye giren havaya verilir, bu hava akciğerlere ulaşıncaya kadar tamamen doygun duruma gelir ve burun ile akciğer arasında sıcaklık ve nem bakımından bir derişim farklılığı ortaya çıkar. Nefes verildiği zaman (üstteki oklar), bu derişim farkı havayı soğutur ve verilen havadaki nemin dokular üzerinde yoğunlaşmasına neden olur. Soğuk bir cam bardak üzerinde nemli yaz havasının yoğunlaşması olayında görüldüğü gibi. Burunu terk eden hava, içeriye alınan havadan sadece birazcık daha fazla nem taşır. (Nefes alma ve nefes verme, belirgin olsun diye birbirini izleyen komşu hatlar olarak gösterilmiştir). Altta solda: Solunum yolunda, ısı ve nemin ters akım sistemiyle alış-verişinin grafik yoluyla gösterilmiş şeklidir.

homoitermal hayvanlar için özel bir sorundur; bu hayvanların oksijen gereksinimi, özellikle düşük sıcaklıklarda daha yüksektir[2].

Su tasarrufunun zorluğu, solunum sistemindeki hava hareketini izlediğimiz zaman daha belirgin olur. Hava solunduğu zaman, solunum yollarını geçerek akciğere ulaşır ve burada alveollerin aşırı derecede büyük yüzey alanıyla karşı karşıya kalır. Bu hava, çok yoğun bir damar ağı sayesinde nemlendirilen ve ısıtılan solunum dokusu ile çok sıkı temas halindedir. Sonuç olarak, içeriye çekilen hava, vücut sıcaklığına gelinceye kadar ısıtılır ve gaz değişiminin etkin bir şekilde olabilmesi için nem ile tamamen doyurulur. Eğer bu nemli hava, dışarıya verilecek olsaydı hem ısı hem de su kaybedilecekti.

Solunumla kaybedilen nemi yerine koymak için, karasal hayvanlar arasında rastlanan en yaygın yol, diğer bir ters-akım değişim sisteminin kullanılmasıdır. Kurak habitatlarda yaşayan hayvanlar için strateji oldukça açıktır; bu habitatlarda kaybedilen suyu tekrar yerine koymayı öngören seleksiyon baskısı , en şiddetli bir şekilde kendisini hissettirir. Nefes alırken hava burun içerisine girer ve akciğere hareket ederken kıvrımlı bir seri nemli dokunun üzerinden akar (Şekil 28.30). Bu geçiş sırasında hava için gerekli ısı ve nemin çoğu havaya verilir, aksi taktirde bu işlerin tümü yalnızca akciğerde yapılacaktı. Su ve sıcaklık alış-verişi, burundan akciğere kadar giden bir kademelenmeyi gerekli kılar. Buruna en yakın olan dokular, (genellikle) en soğuk havayla doğrudan karşı karşıya geldiklerinden, biraz nem ve ısı kaybederler. Sistem içerisinde hava hareket ettiği zaman, alış-veriş devam eder ve alış-verişin yapıldığı yönler arasındaki farklılık gittikçe küçülür. Akciğerlere ulaşan hava tamamıyla ısıtılır ve nemle doyurulur.

Akciğerlerden çıkan hava, çıkış yolu boyunca ters-akım sistemiyle karşılaşır (Şekil 28.30). Solunum yüzeyleri ile sistemi terk eden hava arasındaki bu etkileşim, nemin çok büyük bir etkinlikle burun dokusuna geri dönmesiyle sonuçlanır. Örneğin, develerde, tamamıyla kuru olan çöl havası, akciğere giden yolda tamamıyle nemlendirilir; fakat ters akım düzenlenmesi, dışarıya verilen havadan, nemin %95'nin geri alınmasını sağlar.

[2] Gelecek bölümlerde tartışılacak olan sıcaklık kontrolü ve atıkların atılması da önemli ölçüde sıvı kaybına neden olur.

ÇALIŞMA SORULARI

1. Alveolar kılcaldamar sistemi, ters-akım yoluyla alış-verişin en azından kısmı avantajını alacak şekilde mi düzenlenmiştir? Değilse neden, olabilir miydi? (ss. 804, 806-9)
2. Karasal omurgalılardan, neden sadece kuşların akciğerlerinde tek bir yönde hava akışı ortaya çıkmıştır? Bunun maliyeti ve yararları nelerdir? (ss. 804, 809-11)
3. Kuşların akciğerleri bile tamamıyla tek yönlü hava akışına sahip değildir: nefes alırken ve nefes verirken ortak kanal kullanırlar, bu durum solunum döngüsünün kısmen yavaşlamasına (indirgenmesine) neden olur. Diğer taraftan balıklar, solungaçlarından sürekli oksijenli su akışı sağlayabilirler. Karasal bir hayvan için, içerisindeki hava akışı tamamıyla tek yönde olan bir solunum sistemi mümkün müdür? Böyle bir düzeneğin maliyeti ve yararları nelerdir? (ss. 801-4, 809-11, 814-15).
4. Akciğerde birim yüzey alanı başına gaz değişimi için bazı sabit değerler olduğunu varsayalım; fakat oksijen gereksinmesi, metabolik hızla paralel gider ve hayvanın birim hacmi için gerekli solunum yüzeyi Şekil 30.22 deki eğriyi izler; iri vücutlu ve küçük vücutlu homoitermal hayvanların evrimleşmesi için bunun önemi nedir? Böcek büyüklüğü üzerine, gaz-değiştirme stratejisinin etkisi konusunda, bu bölümdeki tartışmalarla ilgili olarak nasıl bir sonuca vardınız?

BÖLÜM İLE İLGİLİ KAVRAMLAR

- Bitkilere karşı hayvanların temel gaz-değişim gereksinmeleri
- Maliyet/yarar bedeli
  - Su tasarrufuna karşı gaz değişim yüzeyin nemli tutulma gereksinmesi
  - Vücut büyüklüğü/biçiminin sınırlanmasına karşın daha büyük gaz değişim yüzeyi gereksinmesi
  - Gaz değişim yüzeyini zedelenmeketen koruma gereksinmesi
- Bitkilerde gaz değişimi
  - Süngerimsi mezofilin rolü
  - Stomanın açılıp kapanmasını etkileyen faktörler
- Sucul hayvanlarda gaz değişimi
  - Deri solunumu
  - Solungaçlarda ters akımla gaz değişimi
  - Solunum ağacı
- Karasal hayvanlarda gaz değişimi
  - Solunum ağacı (trake sistemi)
  - Akciğerler
    - geleneksel (iki yönlü akış)
    - kuş akciğeri (tek yönlü akış)
    - yüzme kesesinin rolü ve evrimi
  - Su tasarrufu
    - alınan havanın ısıtılması ve nemlendirilmesi
    - verilen havadan suyun geri kazanılması için özelleşmeler

ÖNERİLEN KAYNAKLAR

AVERY, M. E., N. S. WANG, and H. W. TAEUSCH, 1973. The lung of the newborn infant. *Scientific American* 228 (4). *Fascinating account of the changes that take place at birth to prepare the infant lung for breathing.*

FEDER, M. E., and W. W. BURGGREN, 1985. Skin breathing in vertebrates, *Scientific American* 253 (5). *On how some vertebrates supplement or even replace lungs or gills in obtaining oxygen and eliminating carbon dioxide.*

RAHN, H., A. AR, and C. V. PAGANELLI, 1979. How bird eggs breathe, *Scientific American* 240 (2). *On the unique gas-exchange problems faced by developing embryos in eggs.*

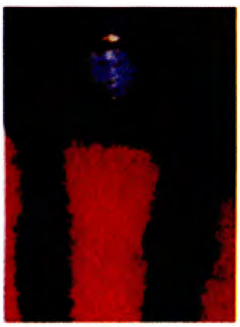
SCHMIDT-NIELSEN, K., 1971. How birds breathe, *Scientific American* 225 (6). (Offprint 1238) *On the remarkable phenomenon of unidirectional flow in the respiratory system of birds.*

SCHMIDT-NIELSEN, K., 1972. *How Animals Work.* Cambridge University Press, New York. *A short, clearly written book that pays particular attention to gas exchange in animals.*

SCHMIDT-NIELSEN, K., 1981. Countercurrent systems in animals, *Scientific American* 244 (5). *Excellent analysis of how noses conserve water during breathing.*

Bölüm **29**

BİR HÜCRELİ ORGANİZMALARDA VE BİTKİLERDE İÇSEL TAŞINIM

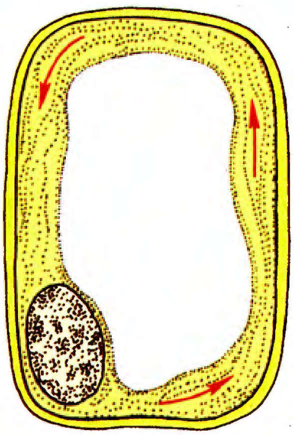


ster bir hücreli organizmalar gibi tek başına yaşasın, isterse çok hücreli bir organizmanın bir öğesi olsun, her canlı hücre kendi metebolik etkinliğini gerçekleştirmek zorundadır. Her hücre, hücresel solunum ile (ve/veya fotosentez) kendi ATP'sini sentezlemeli, kendi büyümesi ve bakımı için gerekli tüm etkinlikleri başarmalıdır. Hücre metabolizmasını desteklemek için, hammaddeleri-besinleri ve eğer aerobik solunum yapıyorsa oksijeni elde etmelidir. Aynı zamanda, karbon dioksiti ve hayvan'lardaki azotlu bileşikler gibi metabolizma artıklarını kendi başına uzaklaştırmalıdır. Kısacası, her hücrenin, hammaddeleri elde edebileceği ve artıklarını boşaltabileceği bir ortama sahip olması gerekir. Bir hücreli organizmalarda ve basit yapılı bazı çok hücrelilerde hücrelerin herbiri ya ortamıyla doğrudan ilişkidedir ya da ona çok yakındır. Ancak daha büyük ve yapısal olarak karmaşık olan çok hücreli bitkiler ya da hayvanların iç kısımlardaki hücreler vücut yüzeyinden ve ortamdan uzakta bulunurlar. Böyle organizmalarda besin alınımı, gaz değişimi ve atıkların uzaklaştırılması, vücutta bu işlevler için özelleşmiş belirli kısımlarda gerçekleşmektedir. Açıkça, bu organizmaların besin alma, sentezleme ve ortadan kaldırma için özelleşmiş sistemler ve vücudun her tarafında canlı hücre arasında maddelerin taşınımı için de mekanizmalara sahip olmaları gerekir.

Bu bölümde, birhücreli organizmalar, basit çok hücreli organizmalar ve iletim demetli bitkilerde taşınım tartışılacaktır. Bir sonraki bölümde ise çok hücreli hayvanlardaki taşınım ele alınacaktır.

ÖZEL TAŞIMA SİSTEMLERİ BULUNMAYAN ORGANİZMALAR

Bakteriler, protozoalar ve birhücreli alglerde (ve genelde tek başına yaşayan hücrelerde) difüzyon, maddelerin taşınmasında önemli bir rol oynar. Hücredeki tüm maddelerin her bir partikülü sıcaklığa bağlı olarak rastgele hareket ettiğinden özelleşmiş, zarlar tarafından önlenmedikleri taktirde hücrenin her tarafına eşit dağılma eğilimi gösterirler. Difüzyon çok hücreli bir organizmanın vücudunda maddelerin bir hücreden diğer bir hücreye geçişinde de önemlidir. Örneğin, bitki kökleri tarafından su alınımında bundan sözetmiştik. Bitki hücreleri arasındaki bu tür bir difüzyon komşu hücrelerin sitoplazmalarını birbirine bağlayan plazmodezmler tarafından kolaylaştırılabilir; ayrıca, hücre çeperinden suyun, hücreler arası alanlardan ise gazların difüzyonunun bitkiler açısından önemli olduğunu görmüştük.



29.1 Bir bitki hücresinde sitoplazmik akışkanlık Sitoplazma, büyük, merkezi kofulun çevresinde akar.

Ancak difüzyon çok yavaş bir işlemdir. Eğer yalnızca difüzyonla olmuş olsaydı, bir maddenin bir hücreden diğer bir hücreye, hatta bu maddenin tek bir büyük hücrenin bir ucundan diğer bir ucuna ulaşması uzun zaman alabilecekti. Bu nedenle, birhücrelilerde ve küçük, çok hücreli organizmalarda bile diğer taşıma mekanizmalarının difüzyonla birlikte çalışması şaşırtıcı gelmemelidir. Örneğin, sindirilen ürünleri sitoplazmanın tüm kısımlarına dağıtmak için, besin kofullarının, yaygın bir biçimde hücre içinde belirgin bir yol boyunca hareket ettiklerini de görmüştük. Ayrıca, bazı maddelerin hücreler arasında hareketi için endoplazmik retikulumunda bir yol oluşturabildiği görülmüştü. Diğer yandan, genellikle, sitoplazmanın kendisi de hareketlidir; hücre içinde çoğunlukla hızlı bir kütle akışı vardır. Aktif bir amipin akış halindeki sitoplazması buna bir örnek oluşturur. Bir çok bitki hücresinde sitoplazma ***sitoplazmik akıntı*** ya da siklosiz adı verilen karakteristik bir hareket yapar. Bu hareket sırasında sitoplazma hücre vakuolunun yüzeyi boyunca belirli akıntılar halinde akar. (Şekil 29.1). Bu akıntı, bazen hücrenin lokal bölgelerinde sınırlı kalır; diğer zamanlarda ise, sitoplazmanın büyük bir bölümünün katıldığı genel bir sirkülasyon görülür. Bu kütle akışı, aktin mikroflamentleri boyunca ER'un aktif hareketleriyle başarılır; ER'a bağlı miyozin, aktinle ilişkiye girerek bu zarları ve onlarla birlikte de sitoplazmayı çeker. Bu akışkanlık, basit difüzyona göre, maddeleri, hücrenin bir kısmından diğer kısmına defalarca daha hızlı taşıyabilir

Genellikle, çok hücreli bitkilerin tümü, su, gerekli gazlar ve besleyicilerin hücrelere dağıtılmasını sağlayan özelleşmiş bir içsel taşıma sistemine sahiptirler. Bununla birlikte, pek çok algte, özellikle de kırmızı alglerde ve kahverengi alglerin büyük bir bölümünde taşıma dokuları bulunmaz. Bu bitkiler yaşadıkları ortam ve anatomik özellikleri nedeniyle bu tür dokulara gerek duymazlar. Daha önce görmüş olduğumuz gibi, bu tür bitkilerde hücreler genellikle, çevrelerindeki sudan ya da dış ortamla ilişkili hücreler arasındaki boşluklarda bulunan suyun yakınında bulunurlar. Dahası, beşin ve gaz alınımı, vücudun özelleşmiş bölgelerinde sınırlandırılmamış ve fotosen-

tez genellikle özel yapılarda lokalize olmamıştır. Bunun sonucunda, lokal olarak, her hücre bol miktarda madde aldığından uzun mesafeli taşınım pek gerekmez. Bununla birlikte, bazı maddelerin, özellikle de hormonların, iletim demeti bulunmayan bazı büyük boylu bitkilerde bazen şaşırtıcı bir biçimde uzun mesafelerde hızla taşındığına ilişkin kanıtlar mevcuttur. Bunun nasıl gerçekleştiği bilinmemektedir.

İLETİM DEMETLİ BİTKİLERDE ÇÖZELTİLER

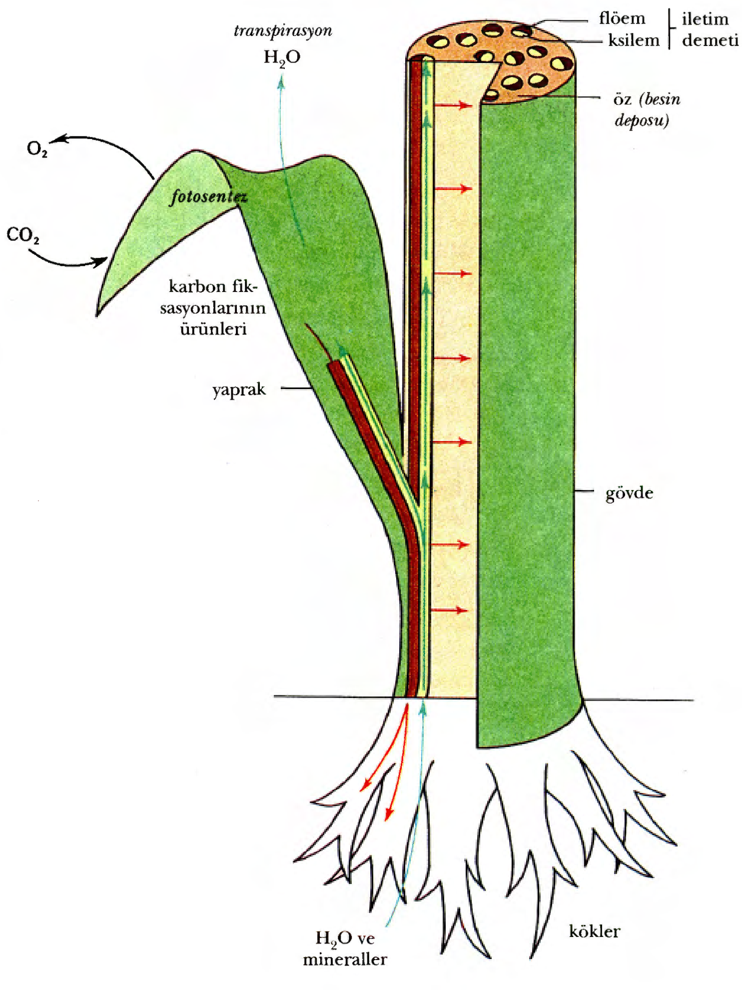
İletim demetli bitkiler, bizlerde olduğu gibi, taşıma sistemlerinin damarlara bağlı olması nedeniyle bu ismi almışlardır. Bunlar başlıca iki taşıma dokusuna sahiptirler: ksilem = odunsu borular (Yunanca ***xylon***, "odun"dan gelir) ve flöem = kalburlu borular (Yunanca ***phloios*** "kabuk", bu bitkinin dış tarafında bulunan bir doku anlamına gelir); her ikisi de 22 ve 26. bölümlerde kısaca tanıtılmıştır. Bu özelleşmiş içsel taşıma dokuları, diğer bitki gruplarına göre, iletim demetli bitkilerin her boyutta daha büyük yapılar ve daha özelleşmiş organlar oluşturabilmelerini ve işlevlerin daha fazla bütünleşmesini sağlamıştır. Su ve minerallerin özelleşmiş kökler tarafından alındıktan sonra ksilem ile organizmanın diğer kısımlarına dağıtılmasına karşılık, fotosentez çoğunlukla yapraklarda gerçekleştirilir; fotosentez ürünleri bitkinin her tarafına flöemde taşınırlar. Çok uzun boylu bazı orman ağaçlarında kökler ve yapraklar arasındaki mesafe çok büyük olabilir; buna rağmen, ksilem ve flöem bu iki bölge arasında süreklilik oluşturur ve böylece maddelerin nispeten kolay bir biçimde alınıp verilebilmesini sağlarlar (bakınız şekil 29.8). Bu tür bir taşıma sistemi evrimleşseydi, bitkilerin karasal ortama başarıyla yerleşmeleri mümkün olamazdı.

GÖVDELERİN YAPISI

Bitkilerin gövdeleri birçok işlev görür. Bazıları klorofil içerir ve fotosentez yapar. Ayrıca, büyük bir çoğunluğu öz bölgelerinde besin biriktirirler; gerçekten bazı gövdeler depo organları olarak çok özelleşmişlerdir; patatesin yumru şeklindeki yer altı gövdeleri buna bir örnek oluşturur. Bununla birlikte, burada, gövdelerin taşınım ve destek organları oldukları vurgulanacak ve bu iki işlevle ilgili yapısal uyumların bazı ayrıntıları incelenecektir. Taşınım ile ilgili tartışmalarımız gövdeye dayandırılmakta ise de, gövdedeki iletim dokusunun, köklerdeki ve yapraklardaki iletim dokusunun bir devamı olduğu unutulmamalıdır.

Yüksek bitkiler taşıma stratejileri bakımından üç ana tipe ayrılırlar. Tek çenekliler, otsu çift çenekliler ve odunsu çift çenekliler.[1] Yaklaşık 50.000 tür içeren tek çenekliler çoğunlukla bir yıllıktırlar (yani bunlar yalnızca bir mevsim yaşarlar). Çimlerin çoğu (buğday, yulaf, pirinç ve mısır), laleler, zambaklar, dafodiller ve palmiyeler gibi) tek çeneklidirler. 2. Bölümde gördüğümüz gibi, tek çenekliler morfolojilerine göre tanımlanabilirler; yapraklarındaki ana damarlar kabaca paralel olmasına karşın, çift çeneklilerin çoğunun yapraklarında damarlanma ağsıdır; tek çenekli bitkilerin çiçeklerinde petallerin sayı-

[1] İletim demetli bitkiler ya da trakeofitler, iletim sistemleri dikoltillerinkine benzeyen çam ağaçları gibi yaklaşık 650 kozalaklı tür ve yine yaklaşık 12,000 eğrelti ve onlarla akraba türleri içerirler.

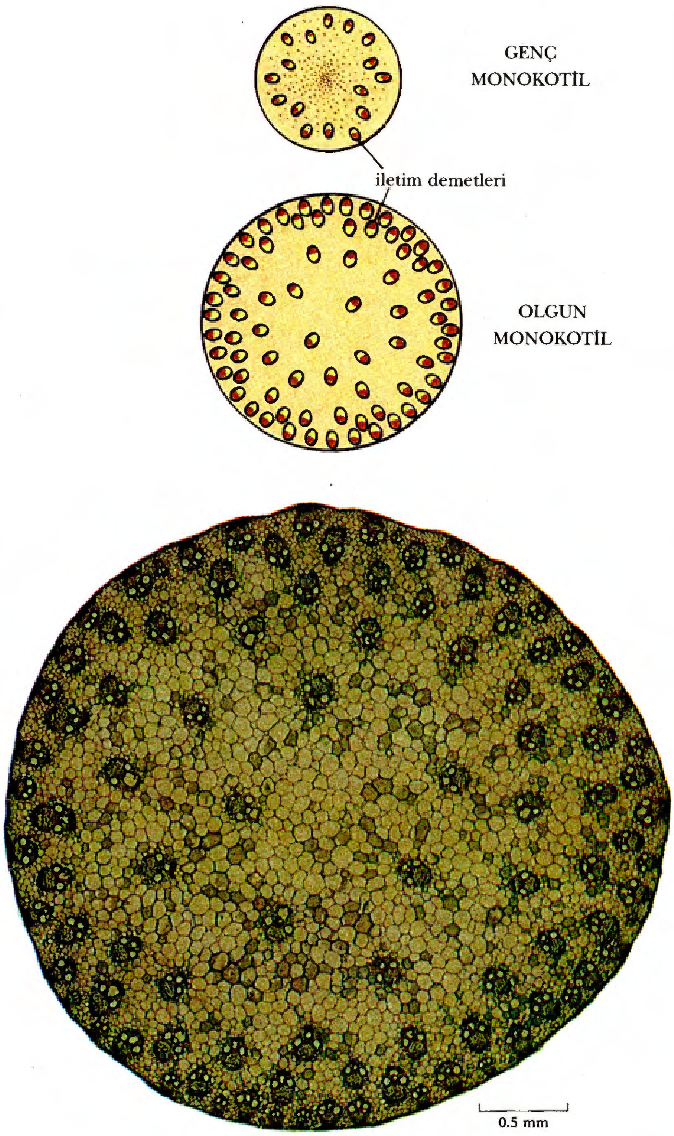


29.2 Tek çenekli bir bitkide sıvı akışının özeti
Bir çim bitkisini gösteren bu şekilde su ve mineraller köklere girer ve daha sonra açıklanacak olan bir işlemle ksilemin içinde yukarıya doğru, yapraklara çekilirler. Daha sonra, minerallarin bir kısmı fotosentezde ve organik bileşiklerinin yapımında kullanılır. Besleyiciler ve benzer şekilde üretilmiş diğer maddeler, hücrelerin yapımında ya da beslenmesinde kullanılmak üzere flöemde taşınırlar ya da özde biriktirilir. Tek çenekli bitkilerde flöem ya da ksilem öz tarafından kuşatılan dağınık demetler (burada dikey kesitte gösterilmiştir) halinde düzenlenir. Biriktirilen besleyiciler, flöemden öz bölgesine kırmızı oklarla gösterildiği gibi, basit difüzyonla geçer. Tek çeneklilerde dışta belirgin bir korteks yoktur.

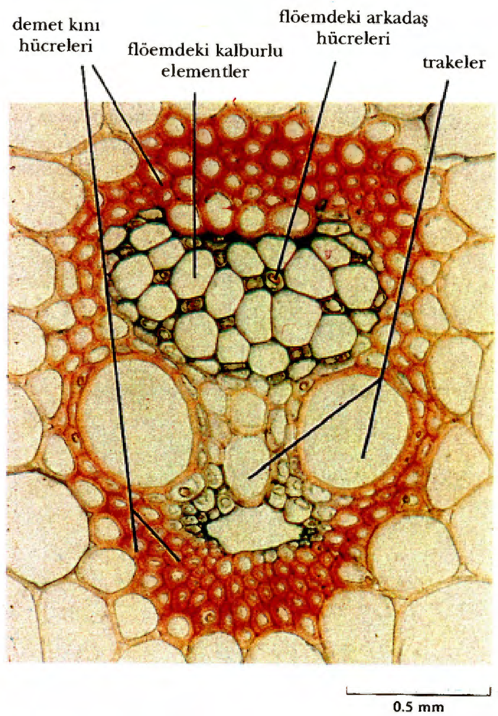
sı üç ya da üçün katları, dikotil çiçeklerinde ise dört ya da beşin üzerindedir; çimlenen tek çeneklilerin ("bir kotiledon") tohumları tek bir yaprağa, çift çenekliler ise iki yaprağa sahiptirler.

Otsu dikotiller, gövdeleri odunlaşmayan ve bu nedenle daha çok yumuşak kalan bitkilerdir. Bunlar da çoğunlukla bir yıllıktır; bir büyüme mevsiminden sonra tüm bitki ölür. Çok yıllık otsu dikotillerde bitkinin toprak üstünde kalan kısmı her yıl ölür; ancak kökler canlılığını sürdürürler. Bitki her yıl yeni bir gövde oluşturur.

Odunsu dikotillerin tamamı çok yıllık olup, bunların hem kök, hem de gövde sistemleri pek çok mevsim boyunca canlı kalır. Ağaçların çoğu ve ağaç çileği ile gül gibi çiçekli bitkiler odunsu dikotillerdendir. Otsu ve odunsu dikotillerin, birlikte, yaklaşık 200.000 türü bulunur.

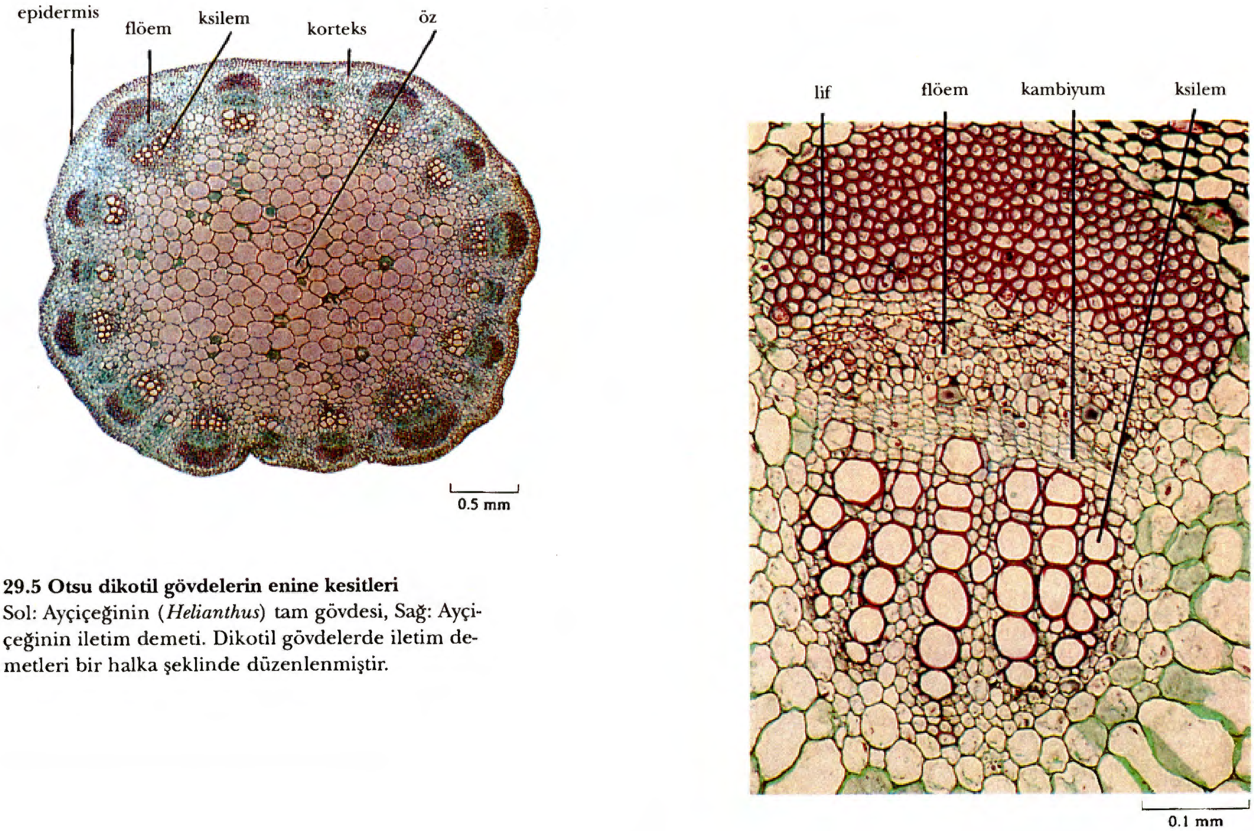


29.3 Tek çenekli bitki gövdelerinin enine kesitleri
Genç bir tek çeneklide iletim demetleri dağınık dizilişlidir. Her bir iletim demetinde flöem ve ksilem mevcuttur. Bitki büyüdükçe, yeni iletim demetleri gövdenin her yanına dağılıncaya değin (orta) gelişirler. Gövdenin geri kalan kısmını öz oluşturur. Öz, besin biriktirilmesinde kullanılır. Altta bir tek çeneklinin (mısır) gövdesinin enine kesiti görülmektedir.



29.4 Tek çenekli bir bitkinin (mısır) iletim demetinin enine kesiti
Burada tek bir demet görülmektedir. Her biri, bir flöem kütlesi içinde birkaç ksilem elemanı içerir ve destekleyici bir demet kını tarafından kuşatılır.

Monokotillerde düzenlenme En basit demet düzenlenmesine bir çeneklilerde rastlanır. Tek çeneklilerde besin ve su iletimini sağlayan doku, gövdelerin canlı, yapısal ve destekleyici hücreleri arasında dağılmış, sık, dikey demetler halinde düzenlenmiştir. (Şekil 29.2 ve 29.3). Hem ksilem hem de flöem içeren her demet, destekleyici bir demet kını tarafından kuşatılmıştır (Şekil 29.4). Tek çeneklilerin gövdeleri enine büyüdükçe yeni kınlar oluşur. Böylelikle besleyiciye gereksinim duyan hiç bir doku, kaynağın çok uzağında

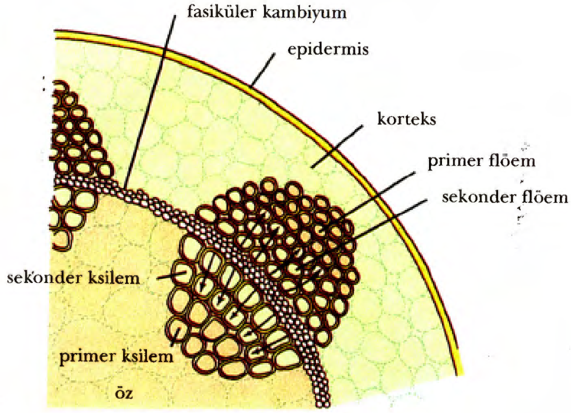


29.5 Otsu dikotil gövdelerin enine kesitleri
Sol: Ayçiçeğinin (*Helianthus*) tam gövdesi, Sağ: Ayçiçeğinin iletim demeti. Dikotil gövdelerde iletim demetleri bir halka şeklinde düzenlenmiştir.

kalmamış olur. Bu, durum tek çenekli gövdelerinin çoğunda, dıştaki korteks ve merkezde bulunan öz arasında kesin bir ayrım bulunmadığı anlamına gelir.

Otsu dikotil organizasyonu Otsu dikotiller, görünüşte genç, tek çeneklilere benzerler; gerçekten, araştırıcıların çoğu tek çeneklilerin otsu çift çeneklilerden türediğine inanmaktadır. Otsu çift çeneklilerde flöem ve ksilem genç, tek çeneklilerdeki gibi birbirinden ayrı demetler halindedir. (Şekil 29.5). Bununla birlikte, bu iki bitki grubu arasında belirgin farklılıklar vardır. Çift çeneklilerde halka şeklindeki iletim demetleri merkezi özü dış korteksten ayırır, Eğer varsa, yeni iletim dokusu, yeni demetlerden çok, mevcut demetlerin katılımıyla oluşur. Bu, dikotillerin demetlerinde ksilem ve flöem arasında bulunan ve ***fasiküler kambiyum*** olarak adlandırılan ve de etkin bir şekilde büyüyen (meristematik) dokunun yeni iletim hücrelerini vermesi sonucunda gerçekleşir (tek çeneklilerde ise bunun eşi olan doku gövdenin dış kısımındadır.) Flöemdeki besleyiciler, demetler arasındaki açıklıklardan öze ulaşırlar.

Düğün çiçeği gibi otsu dikotillerin çoğunda kambiyum hiçbir zaman aktifleşmek ve flöem ya da ksilem hücreleri oluşturmaz. Böyle bitkilerde tüm iletim dokusu ***primer (birincil) doku*** olarak adlandırı-



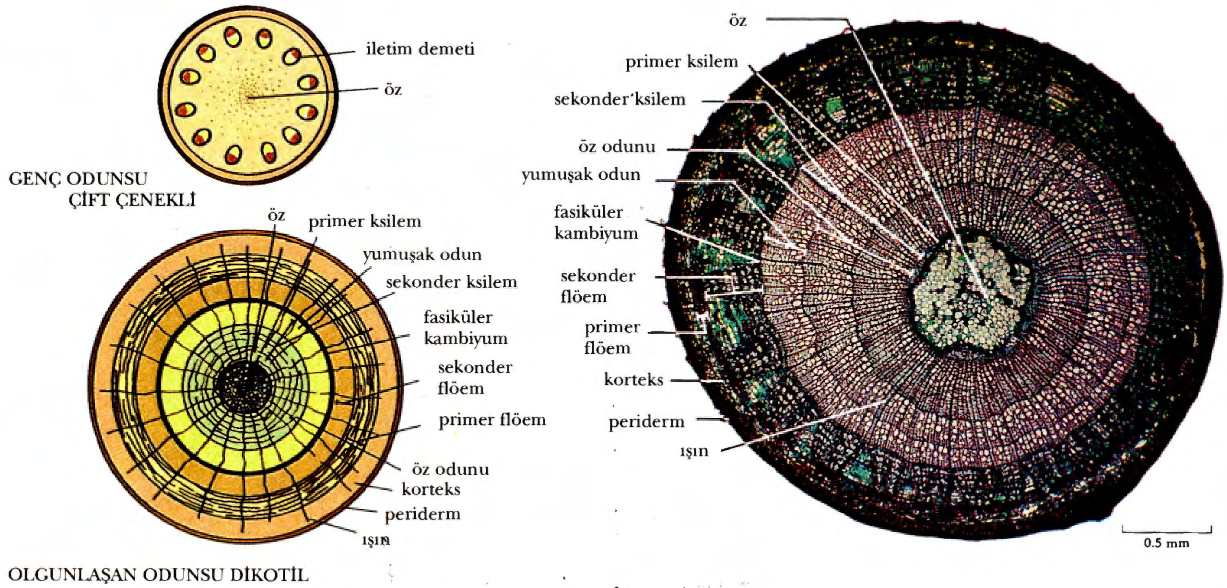
29.6 Otsu bir dikotil gövdenin ikincil büyümeden sonra enine kesiti
Otsu çift çeneklilerde iletim dokusu birbirinden ayrı demetler halinde düzenlenmiştir. Ksilem, Fasiküler kambiyum flöem ile ksilemi birbirinden ayırır. Gövde büyüdükçe, kambiyum yeni (ikincil) ksilem ve flöem hücreleri oluşturur. Bunlar orijinal (birincil) ksilem ve flöemi dışa iterler. Oklar büyüme yönlerini göstermektedir.

lır –gövde ya da kök uzunluğuna büyüdükçe apikal meristemden (tomurcuk ya da kök ucu) türevlenen doku, ancak yonca gibi bazı otsu çift çenekli türlerinde kambium aktifleşebilir. Kambiyal hücreler bölündükçe hem iç tarafa, hem de dışa doğru yeni hücreler verirler. Kambiyumun dış tarafında oluşan yeni hücreler ***ikincil flöem,*** kambiyumun iç tarafında oluşanlar ise ***ikincil ksilem*** halinde farklılaşırlar.

Öyleyse, ikincil iletim dokusu kambiyumdan türeyen doku olup, bu dokunun oluşması boyuna büyümeden çok enine büyümeyi sonuçlandırır. İkincil flöem daha yaşlı olan birincil flöem gövdenin dışına doğru kambiyumdan giderek uzaklaşacak şekilde iter. Benzer şekilde, ikincil ksilem oluştukça, kambiyum gövdenin daha iç kısmında kalmış olan birincil ksilemden giderek uzaklaşır. Bu nedenle, ikincil büyüme gösteren bir gövdede, dokuların sırası (bir iletim demetinden geçecek şekilde dıştan merkeze doğru): epidermis, korteks, birincil flöem, ikincil flöem, kambiyum, ikincil ksilem, birincil ksilem ve öz şeklindedir (Şekil 29.6).

Dikotil bir gövdede, merkezdeki iletim demetleri ya da steledeki dokuların düzenlenişi, genç bir çift çenekli bitkinin kökündeki düzenlenişten iki yönden açık farklılık gösterir (bakınız şekil 26.5, s., 748): (1) Bir çift çeneklide flöem ve ksilem konsantrik halkalar halinde dizilmiştir; oysa, genç bir kökte, bu iki doku merkezi ksilemin çevresinde bir halka şeklinde, yan yana dizilmiştir. (2) Dikotil gövdelerde karakteristik bir öz bulunur; buna karşılık çift çenekli bitkilerin kökünde öz yoktur.

Odunsu çift çeneklilerde düzenlenme Genç odunsu çift çeneklilerin gövdelerinde organizasyon otsu çift çenekli gövdelerinkinin aynıdır: fasiküler kambium ile birbirinden ayrılmış olan ksilem ve flöem, korteksin yakınında ve özün çevresinde birbirinden ayrı demetlerde yer alır. (Şekil 29.7, üst). Otsu çift çeneklilerin gövdeleri hiç bir zaman bir mevsimden fazla yaşayamadığınan çeşit düzenleme bitkinin tüm yaşamı boyunca işlevsel kalır. Ancak odunsu çift çenekli gövdeler kışın da yaşarlar. Bunlarda büyümenin sürmesi nedeniyle demet anatomisinde değişiklik oluşur. Büyümekte olan bitkinin giderek daha fazla gereksinim duyduğu su ve besinin taşınması için ek dokulara gereksinim duyuldukça iletim demetleri arasında uzanan hücrelerden bazıları fasiküler kambiyuma dönüşürler. Demetlerin içindeki



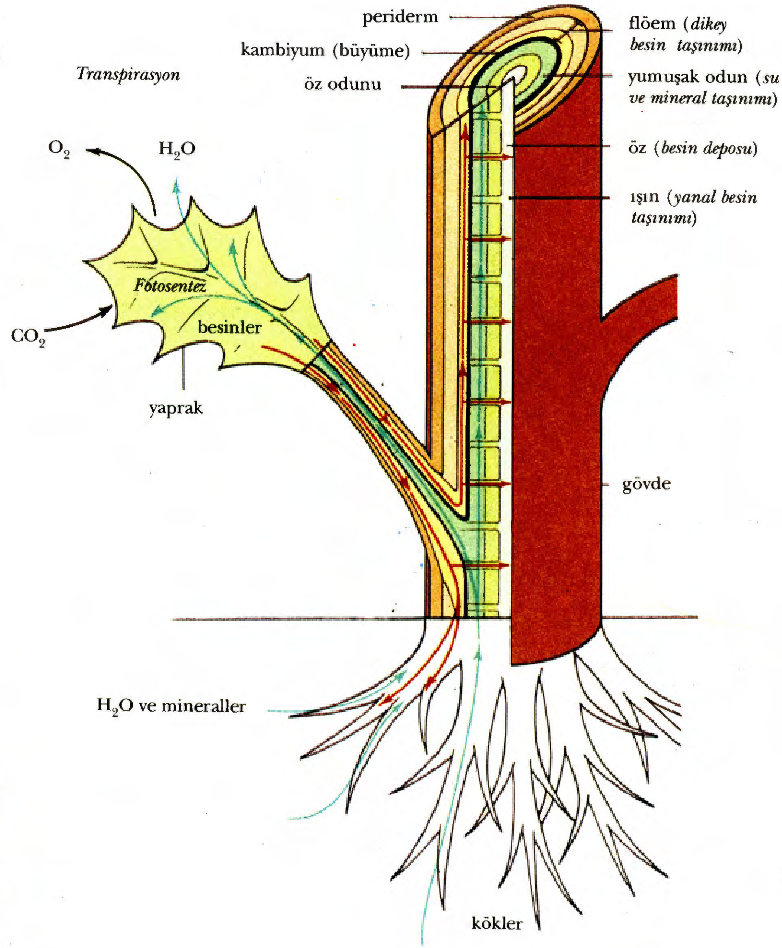
29.7 Odunsu çift çenekli bitki gövdelerinin enine kesitleri

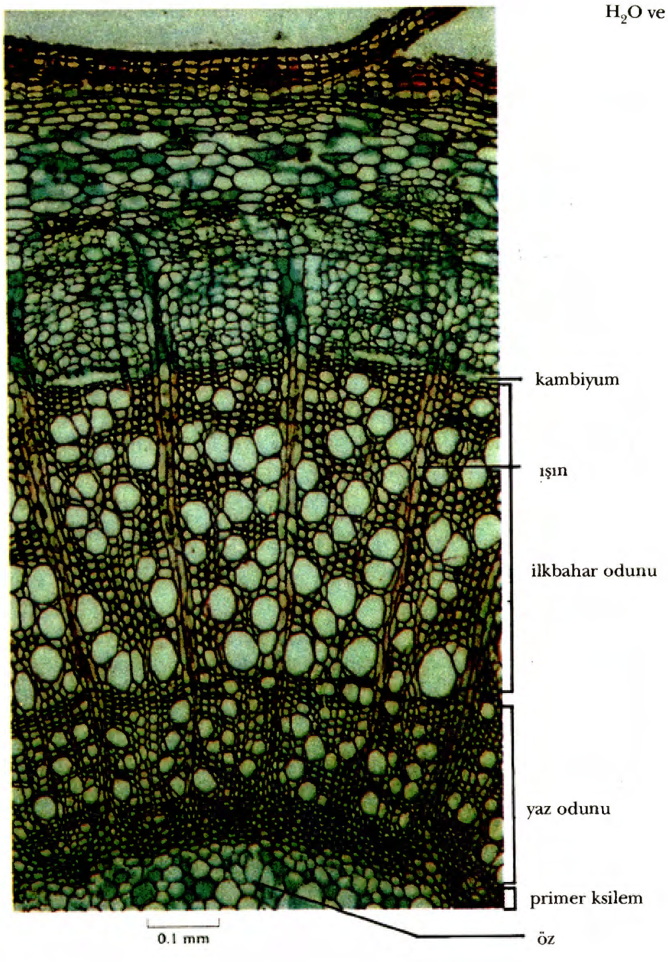
Genç bir odunsu çift çeneklide, flöem ve ksilem, birbirinden ayrılmış iletim demetlerinde (üst) yerleşim gösterir. Birkaç mevsim sonra, ilk yılın birincil ksilem ve flöeminin yerini, kambiyum tarafından üretilen yeni hücreler -ikincil ksilem ve flöem- alır ve iletim demetleri bir silindir oluşturmak üzere birleşirler. Işınlar, flöemden gövdenin diğer kısımların besleyicileri taşırlar (alt). Üst sağda, üç yıllık büyümenin sonunda, odunsu bir çift çenekli gövdenin (ıhlamur ağacı) enine kesiti görülmektedir. Yalnızca, en son oluşturulan ksilem-canlı odun - taşımada aktif olmasına karşın, daha yaşlı ksilem -öz odunu- destek görevi görür.

kambiyum gibi, bu yeni kambiyumda ksilem ve flöem oluşturur. Sonuçta, iletim demetleri, ksilem, kambiyum ve flöemden oluşan konsantrik halkaları oluşturarak birleşir (Şekil 29.7, alt). Otsu çift çeneklilerde olduğu gibi en genç dokular kambiyumun en yakınında bulunurlar. En yeni ikincil flöem kambiyumun hemen iç kısmında, buna karşılık en yeni ikincil ksilem ise kambiyumun hemen dış kısmında yer alır. Yaşlı bir bitkinin yaklaşık tüm gövdesi ksileme–yaygın olarak odun olarak isimlendirilir–dönüşünceye kadar ikincil ksilem giderek kalınlaşır. İletim dokusunda halkalarını oluşumu gövdenin büyüme ve taşıma kapasitesini artırsa bile, beraberinde ciddi bir sorunu da getirir: daha sonra göreceğimiz gibi, besinler, depolanmak üzere flöemden merkezi öze nasıl taşınabilirler? Bu bölümde daha sonra da tartışılacağı gibi odunsu çift çeneklilerde yanal taşıma işlemini gerçekleştirmek üzere ışın olarak adlandırılan yatay bir damar sistemi gelişmiştir (Şekil 29.7, alt). Işınlar flöemden öze besin taşırlar ve metabolik olarak aktif hücreleri beslerler. Böylece, odunsu çift çenekli bir bitkide sıvı olan akışında önemli bir rol oynarlar (Şekil 29.8).

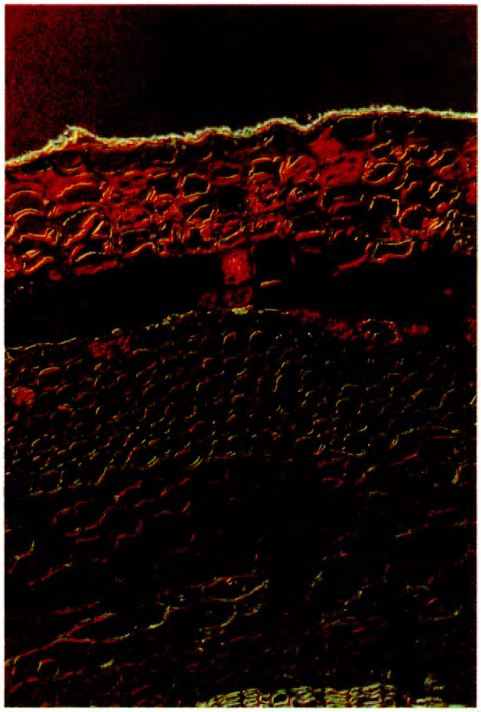
Koşullar çok iyi olunca, gövde enine kesitlerinde gözle açık bir biçimde görülebilen bir dizi konsantrik sene halkası oluşur. Bunun nedeni büyüme mevsiminin başında oluşturulan yeni ksilem hücrelerinin o mevsimde daha sonra oluşan hücrelerden daha fazla büyümeleridir. Halkaların her biri, iç tarafta büyük hücreli bir ilkbahar odunu, dış tarafta ise daha küçük hücreli yaz odunundan oluşur (Şekil 29.9). Sene halkalarının sayılmasıyla, bir ağacın yaşı, gerçeğe yakın bir biçimde hesaplanabilir. Ağacın canlılığı ve büyüme mevsimindeki iklim koşulları gibi etmenler halkaların genişliğini etkileyebilir. Halkaların genişliği, yıldan yıla, ağacın yaşamı sırasında oluşan iklimsel değişiklikleri yansıtma eğilimi gösterdiğinden, çok yaşlı ağaçların çok sayıdaki halka örneğinin incelenmesi bir bölgenin geçmiş yıllardaki iklimi hakkında ipucu verebilir. Ağaçlar genellikle yüzyıllarca yaşarlar. Bristlerone çamı gibi 4500 yıl kadar yaşayabilen bazı ağaçlar, geçmişe ait değerli bilgiler verirler. Örce canlı ağaçların iç halkalarıyla daha yaşlı, ölü ağaçların dış halkalarının, daha sonra da

29.8 Odunsu bir dikotilde sıvı akışının özeti
Uzun boylu bir orman ağacını gösteren bu şekilde su ve mineraller köklere girdikten sonra, ksilem ile yukarıya, yapraklara çekilirler. Daha sonra, aynen bir çeneklilerdeki gibi (Şekil 29.2), su ve minerallerin bir kısmı fotosentezde ve yeni hücre maddelerinin yapımında kullanılır. Besin elementleri ve diğer maddeler yeni hücrelerin yapımı ve beslenmesi için flöemde taşınırlar. Işınlar, besleyicileri yanal olarak bitkideki aktif hücrelere ve depo bölgelerine taşırlar. Bu modelde gösterilen bazı tabakaların kalınlığı daha anlaşılır olması için abartılmıştır.





29.9 Sarmaşık *(Hedera)* gövdesinin enine kesiti
Bu resimde (bitkinin ilkbahar büyümesin sırasında alınmıştır), ilkbahar odunundaki daha büyük ve daha ince çeperli ksilem hücreleri, bir önceki yılın yaz odunundaki daha küçük ve kalın çeperli hücrelerden kolaylıkla ayırt edilmektedir. Birincil ksilem, bitkinin birinci ilkbaharında oluşmuştur. Ayrıca, birkaç adet de ışın görülmektedir.



0.2 mm

29.10 Mürverin *(Sambucus)* genç gövdesinde periderm.
Burada, mantar kambiyumu ve kollenkima dokusunun üstünde uzanan genişlemiş birkaç mantar hücresi tabakasından oluşmuş periderm tabakası, ikincil büyüme gösteren kök ve gövdelerde koruyucu bir tabaka oluşturur.

bu ağaçların iç halkalarıyla gene onlardan daha yaşlı ağaçların dış halkaları karşılaştırarak araştırıcılar uzun zaman önce ölmüş ağaçların yaşını bulunabilir ve böylelikle 10.000 yıl öncesinin iklim özelliklerini izleyebilirler. Ağaçlarda halka sayımı arkeolojik çalışmalarda bile kullanılmaktadır; arkeologlar, o bölgede bulunan çok yaşlı ağaçların enine kesitleri ile eski kalıntılar arasında bulunan odundan yapılmış sanat eserlerindeki halkaları karşılaştırarak, bu sanat eserlerinin yaşını gerçekçi biçimde hesaplayabilirler.

Pek çok ağaç türünde yaşlı gövdenin merkezine uzanan yaşlı ksilem halkalarında kimyasal ve fiziksel değişiklikler ortaya çıkar. İletim hücreleri tıkanır, damarlar arasındaki özelleşmemiş parankima hücreleri ölür ve pigment, reçine, tanin ve zamk (bunların hepsi böcek zararlarına karşı koruma sağlar) birikir. Bu değişimlerin sonucunda yaşlı ksilem taşıma etkinliğini yitirir ve köklerden taşınımın büyük bir kısmını ya da tümünü o yıla ait ksilem üstlenir. Bununla birlikte, etkinliğini yitirmiş yaşlı ksilem hücreleri, kuvvetli bir destek unsuru olarak ağaçtaki önemlerini korurlar içinde değişiklik oluşmuş olan halkalar ***öz odunu*** ya da inaktif ksilem, en yeni dış halka ya da halkalar ise aktif ksilem ya da taşıma işlevini hâla sürdüren ***canlı odun*** olarak bilinir (Şekil 29.7, üst sağ). Yanma ya da çürüme sonucunda öz odununu kaybetmiş bir ağaç yaşamını sürdürebilir; ancak çok zayıflar ve kuvvetli rüzgârlara karşı dayanamaz.

Böylece, kambiyumun iç kısmında yer alan yaşlanan odunsu gövdedeki değişimler tartışılmış oldu; şimdi de kambiyumun dış kısmındaki gövde kısımlarını inceleyelim. Odunsu gövdeler (ya da kökler) enine büyüdükçe flöemin dışındaki bir hücre tabakası meristematik etkinlik kazanarak ***mantar kambiyumu***'na dönüşür. Bu kambiyum, ikinci yıl epidermisin hemen altındaki ***mantar hücreleri***ni oluşturur. Bu büyüme sonucunda orijinal epidermis ve korteks hücreleri tabakalar halinde soyulur. Sonraki yıllarda, mantar kambiyumu ya birincil flöemin dışında ya da en yeni ikincil flöem hücrelerinin oluşturdukları halkaların dışında oluşumunu sürdürür. Bu mantar doku ve ondan türevlenen hücre tabakalarının tümüne birden ***periderm*** adı verilir (Şekil 29.10). Genellikle, çoğu mantar hücresinin çeperinde süberin olarak adlandırılan benzer yağsı maddeden bir tabaka oluşur. Kökü örten bu tabaka çoğunlukla mumsu tabakalardan oluşur; böylece bunlar bitki için su geçirmez bir kılıf oluştururlar. Mantar hücresi tabakalarının sayısı giderek arttıkça tabakanın en dışındaki hücreler genellikle ölerek tabakalar halinde soyulmaya başlar. Mantar dokusu yamalar halinde parçalandığından, bazı ağaç türlerinde dış kabuk çok kaba ve düzensiz görünüşlüdür.

Yaşlı gövde ya da köklerin dış kabukları mantar hücreleri tabakalarından oluşur. Kabuğun iç kısmında flöem dokusu bulunur. Olanaksız olmasa da, flöemin içindeki yıl halkalarını belirlemek çok zordur. Bunun çeşitli nedenleri vardır: ksilem hücrelerine göre, fasiküler kambiyum, daha az flöem hücresi oluşturur: daha ince çeperleri olan flöem hücreleri kolayca ezilebilir; ayrıca, yaşlı flöem tabakalarının iç kısmında oluşan yeni mantar tabakaları genellikle dıştaki eski flöem hücrelerini dışa doğru iterler. Eski yaşlı flöem hücreleri buradan atılırlar. Bu nedenle, ksilemin aksine yaşlı odunsu bir bitkinin flöemi önemli bir destek doku olarak iş görmez; ancak daha sonra göreceğimiz gibi bu dokunun taşınımdaki rolü çok önemlidir.

Şu halde, özet olarak, bir ağacın yaşlı odunsu gövdesinde epidermis ya da korteks bulunmaz. Odunsu gövdenin yüzeyi mantar dokusunun oluşturduğu bir kabuk ile örtülmüştür. Mantar kambiyumunun altında ince bir flöem tabakası ya da iç kabuk bulunur. Bunun altında ise genellikle tek bir hücre tabakasından oluşan fasiküler kambiyum yer alır. Gövdenin geri kalan kısmını büyük ölçüde ksilem oluşturur. Ksilemde yalnızca dış taraftaki sene halkaları ya da canlı odun taşıma işlevi yapar. Böylece, ağacın gövdesinden bir halka çıkarmanın neden o ağacı öldüreceği sorusu aydınlanmış olmaktadır: bir ağacı kuşatan ince flöem sisteminin çıkarılması, yapraklarıda fotosentez ile üretilen besleyicilerin köklere ulaşamasını önler ve kökler yaşamlarını sürdüremezler.

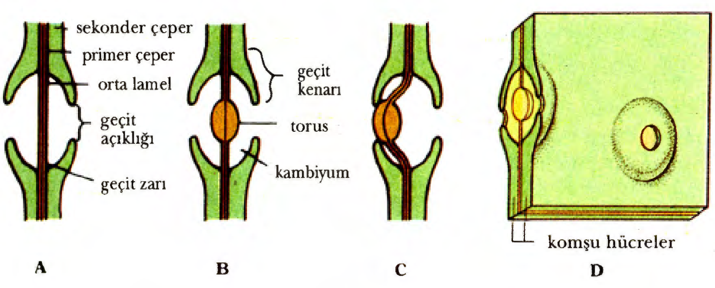
Ksilem Hücreleri Ksilem, birkaç tip hücreden oluşan, iletim ve destek ödevi gören, gelişmiş bir dokudur. Bunlardan ikisi, yani trakeitler ve trakeler, su ve minerallerin taşınması açısından önem taşırlar. Trakeitler ve trakeler olgunlaştıklarında hücresel içerikleri, yani hem sitoplazmaları hem de nukleus parçalanır ve geriye yalnızca destekleyici yapı kalır. Ksilemde taşınım esas olarak canlı hücrelerde değil, bu tüpsü hücre kalıntılarında gerçekleşir. Bu nedenle, aktif ve inaktif ksilem -canlı odun ve öz odunu arasındaki ayrım- yalnızca iletim sisteminin bu öğelerinin işlevsel olup olmamalarına dayandırılır. Hem canlı odun hem de öz odundaki gelişmiş ksilemde tüm trakeitler ve trakeler ölüdür.

Trakeitler, kalın, sert ve ikincil hücre çeperli uzun ve ince hücrelerden oluşurlar. Özellikle yaz odununda sert olan bu çeperler destek elemanları olarak önem taşırlar. İlk olgunlaşan birincil ksilemdeki trakeitler gelişimleri sırasında esnerler. Bunlarda ikincil çeperler genellikle halka ya da spiral şeklindedir (Şekil 29.11.A-B). Boyuna uzama tamamen durduktan sonraki gelişim sırasında esnemezler; bunların ikincil çeperleri daha fazlalık göstermesine sürekli karşın çok sayıdaki geçitlerle kesintiye uğratılmışlardır (Şekil 29.11.e). 22. Bölümde belirtmiş olduğumuz gibi bu geçitler bir tip plazmodezidirler. Hücre çeperinin her yerinde bulunabilmelerine karşılık, çoğunlukla, hücrenin, komşu hücre ile sınır oluşturan incelmiş uç kısımlarında daha fazla sayıda bulunurlar. Su ve suda çözünmüş maddeler geçitler aracılığıyla bir trakeitten diğerine geçerler.

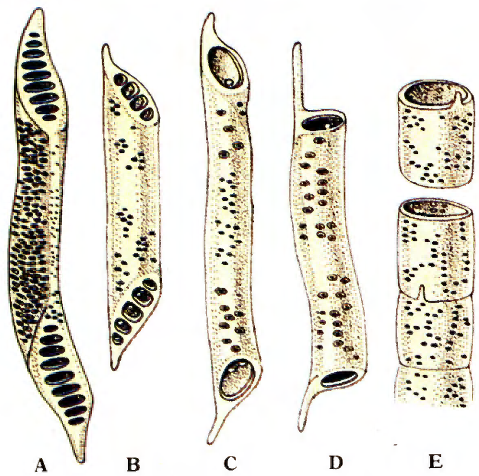
Trakeitlerin, çoğunda kenarlı geçitler bulunur (Şekil 29.12). Bunlar bir ölçüde de olsa karmaşık yapılardır. Komşu iki hücrenin ikincil çeperlerini kesintiye uğratan bu geçitlerin kenarları geçit oda-



29. 11 Trakeitler
(A) Halka şeklinde ikincil çeperi olan birincil trakeit. (B) Spiral ikincil çeperli birincil trakeit. (C) İkincil trakeitler. Dört hücrenin kısımları gösterilmektedir; bunların lümenlerini ve hücreler arasındaki bağları daha açık göstermek için, hücrelerin uç kısımından çeperler kesilmiştir. Hücrelerin uç kısımları boyunca özellikle bol olan geçitlere dikkat ediniz.



29.12 Geçit yapısı diyagramları
(A) Torussuz kenarlı geçit çifti. Geçit odası üzerinde kemer oluşturan ikincil çeperler. Bitişik herhangi komşu iki hücrenin pirimer çeperleri ve bunlar arasındaki orta lamel, geçit içinde devam eder ve geçit zarını oluşturur. (B-C) Çamda, toruslu kenarlı geçit çifti. C'de torus, bir tarafta geçit kenarlarına karşı itilmiştir; böylece geçit içinde maddelerin geçişi engellenmiştir; (D) kesitte, biri kenarlı geçiti ve diğeri ise yüzeyden görünümü gösteren üç boyutlu görünüm.



29.13 Trakeler
Beş farklı ksilem tipi gösterilmiştir- en ilkel oldukları düşünülenler solda, en gelişmiş oldukları düşünülenler sağdadır. Son örnek (E), üstte tek bir trakeyi, altta ise bir trake oluşturmak için birbirine dizi halinde bağlanmış üç elementi göstermektedir. Evrimsel ilerlemeye bağlı olarak, trakeler daha fazla kısalmış ve genişlemiş, uçlarda hiç çeper kalmayacak şekilde büyük delikler oluşmuş ve uçlardaki eğim azalarak düzleşmiştir.

cığının üstünde çıkıntı yapar. Böylece geçit sınırlanmış olur. Geçitin içinde süreklilik oluşturan birincil çeperler ve orta lamel, geçit zarını oluşturur. Çok ince olan bu zar, su ve suda erimiş maddelere geçirgendir[2]. Kenarlı geçit tek başına iyi uyum sağlamış bir yapıdır: yapısal sağlamlığı, aynı yüzey alanına sahip kenarsız bir geçitin azaltabileceği kadar azaltmaksızın, geçirgenlik için fazladan doku yüzeyi sağlar. Kozalaklı bitkiler ile diğer bazı bitkilerde kenarlı geçitler özellikle ilginçtir. Bunlarda, kenarlarda çok ince olan geçit zarı, düğme şeklindeki torusu oluşturmak üzere merkezde kalınlaşmıştır. Hücrelerin birindeki basınç komşu hücreninkinden çok daha fazla ise, -çünkü, olasılıkla birinci hücreye giren hava bir kabarcık oluşturur- komşu hücrenin geçit sınırlarına karşı koyan torus geçit açıklığını kapatacak maddelerin akışını engeller. Böyle bitkilerde torus ile birlikte, geçit zarı örneğin yaralanmış bir kısımdan öz suyunun akışını durdurarak ya da bir kuraklık sırasında su kaybını önleyerek hücreler arasında bir kontrol valfi olarak iş görür.

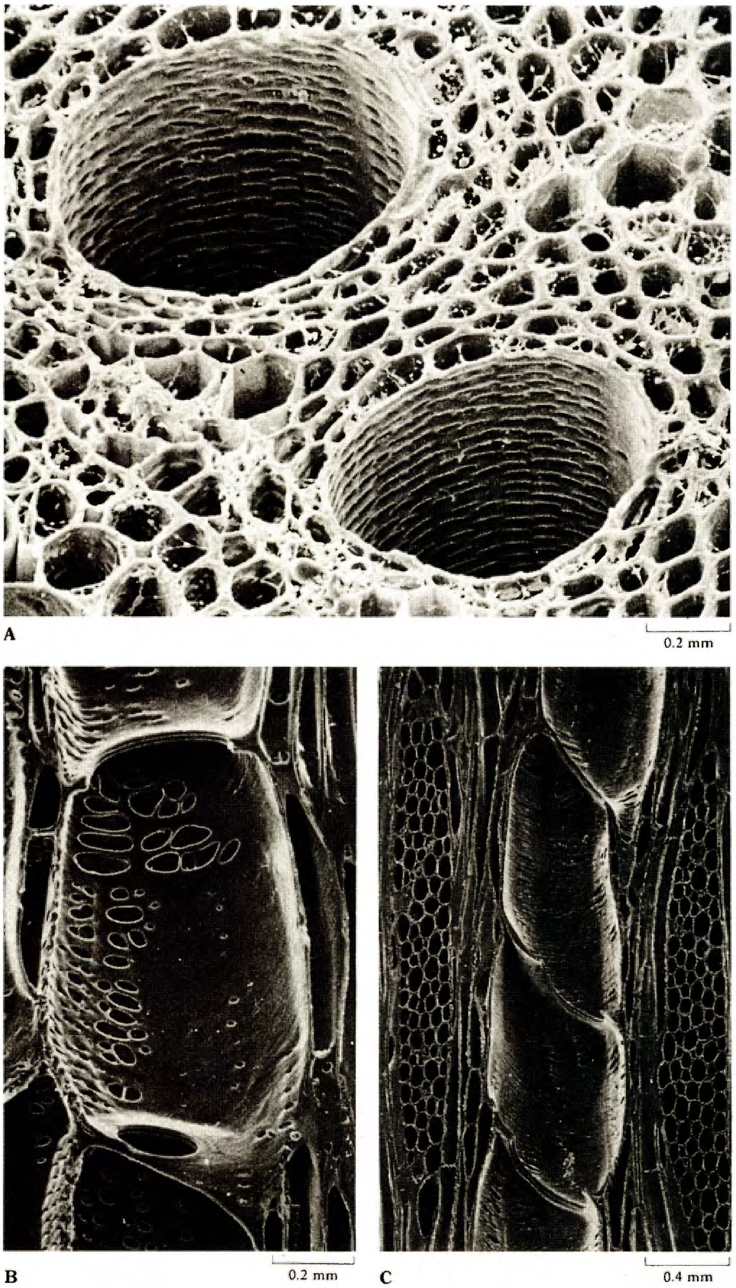
Olasılıkla trakeitlerden evrimleşmiş olan trakeler, taşıma için trakeitlerden çok daha fazla özelleşmişlerdir; sıvılar bir borunun içinden olduğu gibi bunların içinden de doğrudan akabilir. Çiçekli bitkilere özgü olan bu elementler kozalaklı bitkilerin çoğunda bulunmaz. Genelde, trakeler, trakeitlerden daha kısa ve daha geniştirler. Bunların kenarlarında, kenarlı geçitler bulunur. Maddeler kenarlı geçitlerden yanal olarak taşınabilirler. Bu taşınım, esas olarak, deliklerin yoğun olduğu ya da tamamen açık olduğu uçlarda gerçekleşir (Şekil 29.13 ve 29.14). Geçitlerde deliksiz zar (birincil çeperle birlikte orta lamel) bulunduğundan, bir trakeden diğerine dikey yönde madde taşınımı sürekli bir sütün oluşturur ve taşınım daha etkilidir.

Trakeitlere ve trakelere ek olarak ksilem, lif hücreleri ve parankima hücreleri de içerir. Lifler, destek elemanları olarak iş gören, uzamış, çok kalın çeperli hücrelerdir. Bazı türlerde hâlâ çok sayıda ara hücre tiplerinin bulunması bunların trakeitlerden türediklerini göstermektedir.

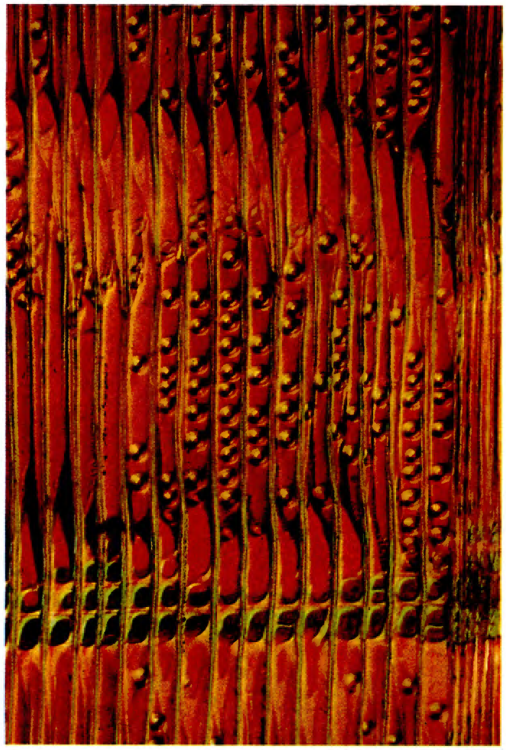
Ksilemdeki parankima hücrelerinin bazıları diğer hücreler arasında dağılmışlardır, ancak bunların çoğu ışınları oluşturmak üzere bir arada toplanırlar (Şekil 29.7). **Işınlar** trakelere dikey, ksileme ise yatay yönde girerek maddelerin yanal taşınımında ve depolanmasında iş görürler. Işınlar, bitkinin türüne bağlı olarak, küçük (Şekil 29.15) ya da büyük olabilirler. Aktif flöem hücrelerinin uzağındaki flöem hücreleri ışınlar olmaksızın yaşayamaz. Çünkü ışınlar o hücrelere besin elementlerini taşırlar. Süreklilik gösteren bir kambiyum tabakasının aktif ksilemi ya da öz odununu flöem hücrelerinden ya da ölü odundan ayıran ve flöem ile özün anasına girdiği yaşlı ağaçlardan ışınlar özellikle önemlidirler.

Trakeitlerin, trakelerin, liflerin ve parankima hücrelerinin sayı, şekil ve dağılımları türden türe değişir. Bu değişikliğe bağlı olarak, farklı türlerde odunların görünümleri ve özellikleri farklılık gösterir.

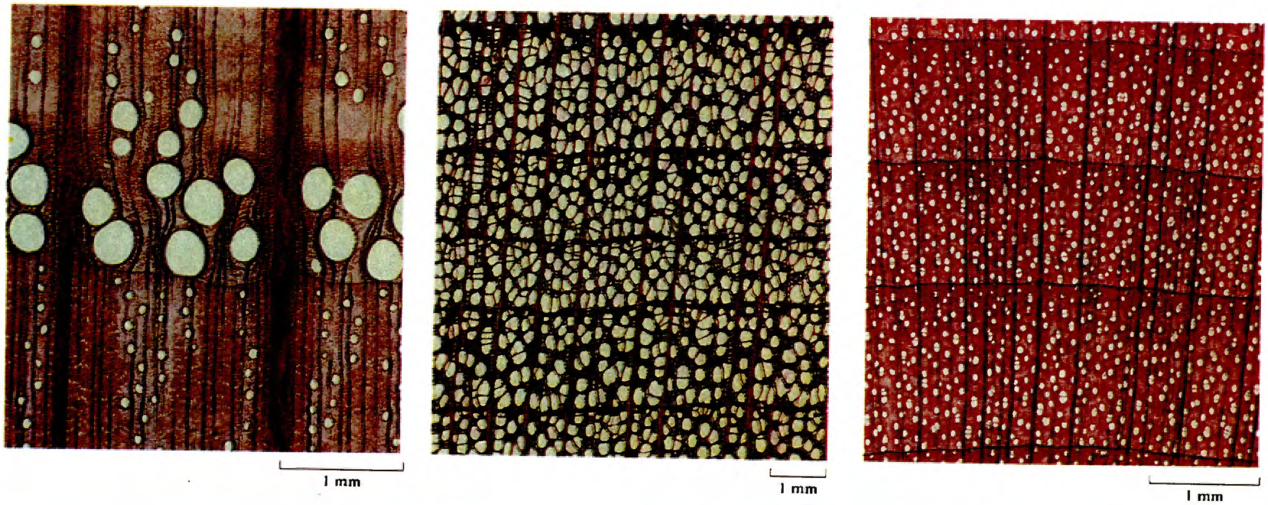
[2] Geçit zarı, hücrelerde yaygın olarak bulunan çitf tabakalı zar çeşidi olmayıp, hücre çeperinin bir kısmını oluşturur; selüloz ve pektinden oluşan bu zar seçici geçirgen zar kanalları içermez.



29.14 Trakelerin taramalı elektron mikroskopunda görünümleri
(A) İki büyük trakeye sahip mısır kökünün enine kesitinin bir bölümü (B) Tek bir trakenin iç yüzeyi. Çeperin iç kısmında çok sayıda geçit görülebilir. Alt uçtaki büyük açıklık, suyun bir tarakeden diğerine dikey olarak taşındığı deliklerdendir. (C) Birbiri üzerine yapışmış dört tarakenin yanal görünümü.



29.15 Çam odununun ışınsal kesiti
Ardışık trakeitler arasındaki eğik birleşme yerlerine dikkat ediniz. Kenarlı geçitler açık bir biçimde görülmektedir. Resmin alt çeyreğinde yaklaşık üç hücre yüksekliğindeki bir ışının parçası gösterilmiştir.

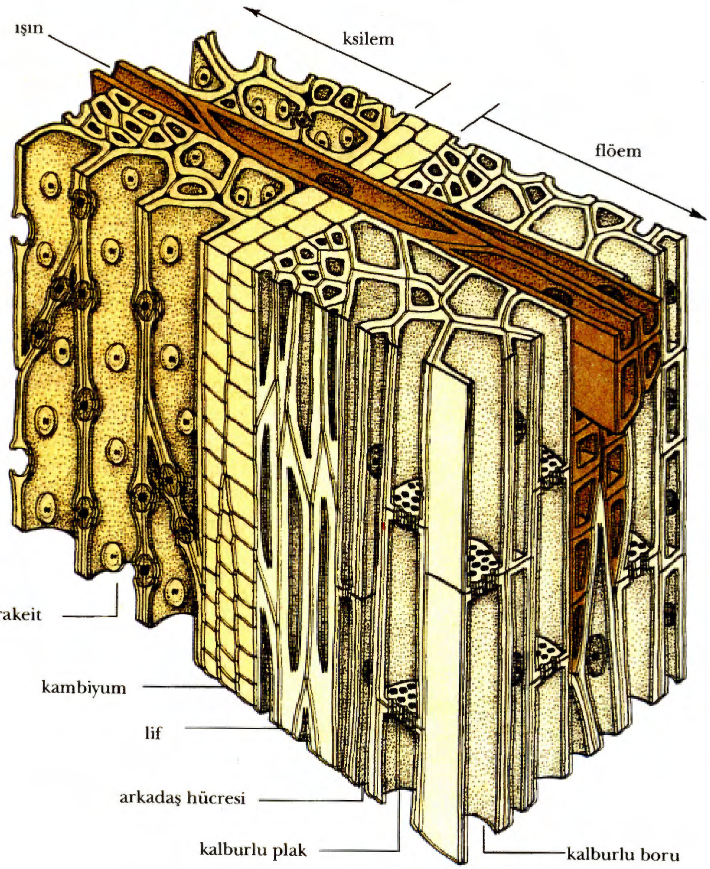


29. 16 Odunların enine kesitleri
Sol : Kırmızı meşe. Orta : Lale ağacı. Sağ: Şeker akçaağaç. Trakelerin sayı ve büyüklüğündeki farklılıklara dikkat ediniz.

Örneğin bu ışınlar, meşede tipik olarak makroskobik olup, bulunuşlarıyla odunun görüntüsünü büyük ölçüde etkilerler. Kozalaklı bir tür olan çam odununda ışınların bulunmasına karşın trake yoktur. Bu nedenle, görünümü meşeninkinden çok farklıdır (Şekil 29.16); az sayıda trakeye sahip olan meşe odunu ise, her ikisi de çok porlu ve çok sayıda trakeye sahip olan karaağaç odunu ve lale ağacı odunundan farklıdır. İnşaatta kullanılacağı zaman, odundaki bu farklılıklar, hem estetik hem de mekanik açıdan önem taşır.

Flöem hücreleri Ksilem gibi flöem de gelişmiş bir dokudur. Flöem destek liflerinin yanısıra parankima içerir; ancak bu dokunun esas işlevi fotosentez ürünlerini bitkinin her yanına taşımaktır. Flöemde dikey yöndeki iletimi sağlayan esas öğeler, dikey kalburlu boru dizilerinden oluşan ***kalburlu element***lerdir. En gelişmiş kalburlu borular hücre çeperlerinin uç kısımlarında ***kalburlu plaklar*** adı verilen özelleşmiş bölgelere sahip uzun hücrelerden oluşurlar (Şekil 29.17). Adından da anlaşılacağı gibi, bir kalburlu plak, üzerinde sayısız açıklık ya da porlar bulunan bir yüzeyden ibarettir. Bu açıklıklar hücreler olgunlaştıkça uç kısımlarda oluşurlar. Sitoplazmik iplikçikler bunların içinden geçerek bir hücrenin içeriğini diğerininkine bağlarlar. Ksilemdeki trake ve trakeitlerinin aksine, çekirdekleri bozulsa bile, gelişmiş kalburlu borular sitoplazmalarını kaybetmezler.

Çoğu çiçekli bitkinin kalburlu boruları ile genellikle bir ya da daha fazla, merak uyandıran, uzun, parankimatik hücre ile yakın ilişkidedir. Bunlar, kalburlu boruları oluşturan ana hücreden türemiş olan ve hem sitoplazma hem de çekirdeği bulunan ***arkadaş hücreleri***dir. Bazı biyologlar, arkadaş hücresinin çekirdeğinin hem kendi sitoplazmasını hem de nukleusu parçalandıktan sonra bitişikteki kalburlu borununkini kontrol edebileceğini öne sürmektedirler. Bu araştırmacılar, bu tür bir birlikteliğin, gelişmiş bir kalburlu borunun kendi çekirdeği bulunmasa bile, canlı bir hücrenin bir çok etkenliğini nasıl sürdürebildiğinin açıklayabileceğini düşünmektedirler. Kalburlu borular ve arkadaş hücreleri arasında çok yakın bir birliktelik olduğu açıktır.

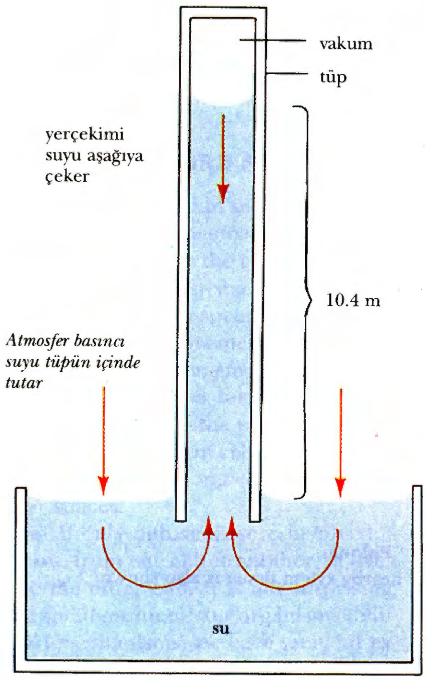


29.17 Flöem
Ksileme bitişik, diğer bazı dokular da gösterilmiştir.

Ancak bunun ayrıntılarının ve kalburlu boruların etkenliklerinin tümüyle anlaşılması için ileri araştırmalara gerek vardır.

ÖZSUYUNUN TAŞINIMI

Özsuyu -Köklerin absorbladığı su ve suda erimiş elementler- ksilemdeki gelişmiş trake ve trakeitler de yukarı doğru taşınır. Esas olarak, ksilemde gerçekleşen yukarı yöndeki bu taşınım, halkalama denemeleriyle kolayca gösterilebilir; eğer bir ağacın gövdesinden mantar, flöem ve kambium halka şeklinde çıkarılırsa, yapraklar ile kökler arasında yalnızca ksilem bağlantısı kalsa bile, yapraklar şişkinliklerini korurlar. Bunun ötesinde, taşınım, olgun ksilemde canlılığını koruyan bir kaç hücreye bağlı değildir; eğer bu hücreler ısı ya da zehirle öldürülürlerse öz suyunun yükselişi azalmaz.



29.18 Bir su sütununun desteklenmesinde atmosferik basıncın rolü
Atmosferik basınç -aşağı yönde üzerimizde baskı yapan havanın ağırlığı- 10.4 m uzunluğundaki bir su sütununun desteklenmesi için yeterlidir. Aynı şekilde, atmosferin ağırlığı, benzer civa barometresinde civa sütununu destekler; ancak, civa, sudan çok daha derişik olduğundan, sütun sadece yaklaşık 76 cm'ye ulaşır.

Sorun Ksilemde öz suyunun yükselişi için getirilen herhangi bir genellemenin, boyu 90-120 m'ye ulaşan en uzun boylu ağaçların tepe kısımlarına suyun ulaşmasını sağlayan kuvvetleri tanımlaması gerekir. Bu basit bir sorun değildir. Bir tüpü suyla doldurduktan sonra ucunu kapatarak üstü kapatılamamış bir su havuzunun dip kısmına yerleştirdiğimizi düşünelim (Şekil 29.18). Yerçekimi tüpteki suyu aşağı çekecek ve eğer tüp yeterince uzunsa uçta bir vakum oluşacaktır. Bir ağacın ksilemindeki özsuyu buna benzer bir yerçekimi kuvvetinin etkisine maruz kalır.

Tüpteki suyun yüksekliğinin sürekliliği tüpü kuşatan su havuzunun yüzeyindeki hava basıncı tarafından sağlanır. Hava basıncının varlığını hayalimizde canlandırmak pek çoğumuz için kolay değildir; ancak bu basınç tümüyle gerçektir. Üzerimizdeki kilometrelerce kalınlıktaki atmosferin ağırlığı, –1 atmosfer ya da atm- olarak gösterilir,–deniz seviyesinde, 10.4 m uzunluğundaki bir su sütununun oluşmasını sağlar (Daha yükseklerde sütun büyük ölçüde kısalır). Bu nedenle, en uzun boylu bir ağacın uzunluğuna eşit olan 120 m'lik bir su sütununu desteklemek için en az 12 atm.lik bir basınç gereklidir. Fakat sütun bu söylenenden daha fazla olmalıdır: bu sıvı, bazen dakikada bir metre ya da daha hızlı bir şekilde yukarıya doğru taşınmalı ve bu taşınım, sürtünme kuvveti, Şekil 29.18'de gösterilen düz yüzeyli bir tüpten daha fazla olan ksilem gibi bir sistemde gerçekleşmelidir. Bu koşullarda sıvının en uzun ağaçların en yüksekteki dallarına taşınması için en az 30 atm'lik kuvvete gereksinim vardır.

Öyleyse, ksilemde sıvının taşınımına ilişkin herhangi bir kuramın bu büyüklükte bir kuvvetin nasıl oluştuğunu açıklaması gerekir. Bu soru kuşaklar boyu bitki fizyologları arasında sıcak bir tartışma konusu yaratmıştır. Pek çok düşünce ortaya atılmış ve araştırılmıştır. Yıllarca, hiç kimse, özsuyunun aşağıdan mı yukarı itildiği, yoksa yukarıdan mı çekildiği konusunda emin olamamıştır.

Kapillarite (kılcallık) Uzun bir süre, kapillaritenin (2. Bölümden hatırlayabileceğiniz gibi, ince bir hidrofilik tüp içinde suyun yükselme eğilimi) bu sıvı hareketinin kaynağı olduğu düşünülmüştür. İlgili kuvvetlerin büyüklüğü konusundaki gerçekçi değerlendirmeler, kapillaritenin özsuyunun yükselmesi gibi muazzam bir olayın açıklanmasında çok yetersiz kaldığını göstermiştir.

Kök basıncı Getirilen diğer bir açıklama kök basıncıdır. Bazı bitki türlerinin gövdeleri kesildiğinde özsuyu belirli bir süre kesik yüzeyden akar. Eğer kesik yüzeye bir tüp oturtulursa bu tüpün içinde bir metre ya da daha uzun bir su sütunu yükselir. Benzer şekilde, koşullar kökler tarafından suyun absorbsiyonu için optimum; ancak havadaki nem, transpirasyonla az su kaybına neden olacak kadar yüksek olduğunda, basınç altındaki su, yaprakların kenarında su damlacıkları oluşturarak yaprak damarlarının uçlarından dışarı atılır (Şekil 29.19). Suyun bu şekilde salgılanması işlemine ***gutasyon*** denir. Bu gutasyon ya da sıvı akması örneklerinde olduğu gibi, ksilemdeki sıvı, basınç altında olduğunda, bunu gerçekleştiren itici kuvvetin köklerde bulunduğu açık olup, bu kuvvet kök basıncı olarak adlandırılır. Bu kuvvet gerçekçi bir biçimde ölçülünceye değin, özsuyun akışı kök basıncına dayandırılmıştır.

Kök basıncı nasıl oluşmaktadır? Daha önce topraktan alınan suyun kökteki epidermis, korteks, endodermis ve kökü geçerek ksileme, oradanda yukarıya doğru bitkinin diğer kısımlarına taşındığını görmüştük. Ancak, ksilemde pozitif basınç altındaki uzun bir su sütunu kendi ağırlığına bağlı olarak aşağıya doğru kuvvetli bir hidrostatik kuvvet yaratacaktır. Suyun, bu kuvvet tarafından köklerde ksilemin dışına sürülmesi beklenebilecektir. Halbuki, su, yalnızca kökün

merkezi silindirinde tutulmakla kalmayıp, aynı zamanda sütunun yukarıya doğru itilebilen bir kuvveti oluşturabilecek miktarda merkezi silindire taşınmaya devam eder. Ancak kökler öldürüldüğü taktirde kök basıncı tamamen ortadan kalkar ya da kökler oksijensiz bırakılırsa kök basıncı durur. Bu, kök basıncının gelişmesi için solunumla ATP üretiminin gerekli olduğunu göstermekdir.

ATP'den sağlanan enerji ile aktif iyon taşınımın sürdürüldüğü, bunun da azalan bir su potansiyeli oluşturduğu açıktır; endodermisin dış tarafındaki kök hücrelerindeki iyonlar iç tarafa pompalanırlarken perisikldeki iyonlar ksileme pompalanırlar. Sonuç olarak, simplast yolunu izleyen su, endodermisten köklere ve ksilemdeki trakelere çekilir; apoplastta ilerleyen su ise endodermisteki düşük su potansiyeli tarafından, su potansiyeli endodermisinkinden düşük olan ksileme çekilir. Ancak, kapilarite gibi kök basıncı da sorunun tam ya da hatta bu büyük bir kısmına yanıt veremez. Kök basıncının ortaya çıktığı türlerde, bu basıncın seyrek olarak 1 ya da 1 atm'i aştığı saptanmıştır.

Birçok araştırmacı tarafından kök basıncı değerlerinin düşük bulunmuş olması, en azından uzun boylu ağaçlarda özsuyunun yükselmesinde ana itici kuvvetin kök basıncı olduğundan kuşku duyulmasının tek nedeni değildir. Eğer yaz aylarında ksilemde bir delik açılırsa, su, basınç altında kalmış gibi fışkırmaz. Bunun aksine, trakelerin içine hava çekildiğini anımsatan kısa bir ıslık sesi oluşabilir. Halbuki, yazın büyük miktarlardaki su yukarı doğru taşınır.

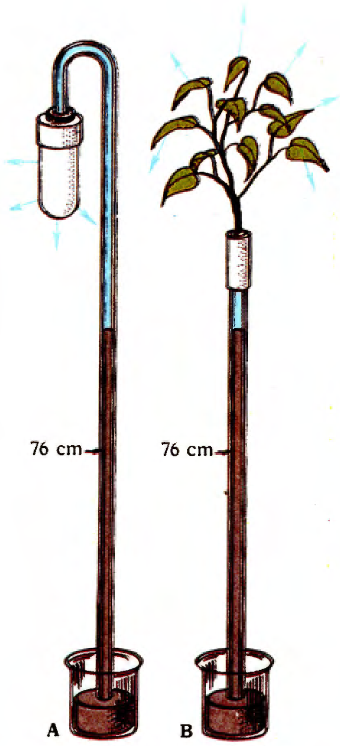
Özetle, su, düşük bir su potansiyel gradienti yönünde taşınabilir; ancak oluşan kök basıncı gövdede özsuyunun nasıl taşındığını açıklamaya yetmez. Kök basıncının, olsa olsa, bazı bitkilerde, özellikle de ilkbahar başlangıcında, çok genç bitkilerde, özsuyunun yukarıya doğru taşınmasında rolü olabilir.



29.19 Çilek yapraklarında gutasyon (damlama)

TATC Teorisi Yapraklarda, parankima hücrelerinin çeperlerindeki (ya da gövdenin diğer kısımlarında) su, buharlaşmayla kaybedildikçe, onun yerini hücre içeriğindeki suyun aldığını biliyoruz. Suyun uzaklaşması sonucu yaprak hücrelerinin su potansiyelleri düşer ve bunlar komşu hücrelerden, bu hücreler de onlara komşu hücrelerden suyu çekerler. Bu şekilde, yaprak damarlarındaki ksileme doğru bir su potansiyeli gradienti oluşur. Ksilemdeki su potansiyeli gradienti, ksileme bitişik parankima hücrelerinin ksilemdeki suyu çekebilmelerini sağlar. Bu işlem, su sütununun yukarı doğru çekilmesine yardım eder. Burada su sütunun hava basıncı ya da vakumla yukarı çekilmediği göz önünde bulundurulmalıdır; bu mekanizma bir tahıl sapı tarafından bir sıvının emilmesine benzemez. Hava basıncı suyun yalnızca 10.4 m yükselmesini sağlar. Bu durumda, hücre çeperinin buharlaşma yüzeylerindeki su ile ksilemdeki ve köklerdeki su ile en uçtaki ksilemdeki su arasında bir süreklilik gerekmektedir. Sistemin içine hava girmesi nedeniyle yaprak hücrelerinden köke kadar olan bu süreklilik bozulduğu taktirde, bu özel ksilem yolu işlevini durduracaktır.

Başlıca buharlaşmanın bir sonucu olarak suyun yukardan çekildiğine ilişkin görüş, buharlaşmayı (ya da onun değişiyle "perspirasyon") keşfeden öncü botanikçi, İngiliz Papaz Stephan Hales tarafından 18. yüzyılın başlarında ortaya atılmıştır. 1984 yılında ise İrlandalı Botanikçi H.H. Dixon ve onun fizikçi arkadaşı J. Joly tarafından daha ayrıntılı bilgiler verilmiştir. Bu görüş, her bir su molekülü arasında çok büyük bir kohezyon bulunmasına ve bu su moleküllerinin ksilem borularına ve yapraklardaki mezofil hücrelerinin hidrofilik çe-



29.20 Yukarıdan çekilmeyle suyun yükselişinin gösterilmesi
(A) Su, alt ucu civa kabı içinde olan ince bir tüpün üst kısmına tutturulmuş kil bir saksıdan buharlaşır. Tüpteki su yükselerek civa sütununu atmosferik basıncın desteleyebileceği 76 cm'nin çok üzerindeki bir noktaya çeker. (B) Bir gövdedeki yaprakların transpirasyonun (buharlaşmanın) yerini, kil bir saksıdan yapılan evaporasyon (buharlaşma) aldığında, aynı sonuç elde edilmektedir. Çok porlu olan hidrofilik kil (A) yapraklardaki mezofili hücrelerin yerini alır (B).

perlerine tutunma eğilimlerine dayandırılmaktadır. Ksilemde yukarı doğru taşınan su moleküllerinin arkadaki diğer su moleküllerini çekmeleri gerekir. Burada, su molekülleri arasında ya da hücre özsuyu ve trakelerin çeperleri ve daha sonra da mezofil hücrelerinin çeperleri arasında hiçbir kopukluk ve ayrılma olamaz.

Daha önce görmüş olduğumuz gibi, su molekülleri, hidrojen bağları nedeniyle gerçekten büyük bir kohezyon gösterirler. Teoride, bütün bir su sütununun kohezyon kuvveti -köklerden yapraklardaki transpirasyon yüzeylerine kadar uzanan, çok dar ve çok hidrofobik alan borularla kuşatılmış hidrojen bağlı moleküllerin oluşturduğu kesintisiz bir sistem – 15.000 atm. kadar çıkabilir. Gerçek deneysel değerler daha düşük olmasına karşın, bu değer 300 atm. ya da daha fazla olabilir. Eğer hücrede özsuyun yükselmesi 30 atm. ya da daha fazla bir basınç gerektirirse, bu değerler Dixon ve Joly'nin görüşüne uygunluk gösterir. Bu görüş genel olarak transpirasyon-adezyon-tansiyon-kohezyon (TATC) teorisi ya da basitçe transpirasyon teorisi olarak adlandırılır, . ("Adezyon", suyun, ksilem elemanlarının ve çok büyük bir yüzey alanı oluşturan yaprak mezofil hücrelerinin çeperlerine bağlanmasını ifade eder; "tansiyon" ksilemdeki suyun su potansiyeli düşük olan yaprakların içine çekilmesidir; "Kohezyon" ise ksilem sütununda ve mezofildeki su molekülleri arasındaki hidrojen bağlarıdır). Transpirasyon sisteminin enerji kaynağı güneştir. Güneş ksilemden suyun yukarı çekilmesini sağlar.

TATC teorisi çok uzun boylu ağaçların sahip oldukları koşullarda denenmemiş olmakla birlikte, 1890'da Avusturya'da Jozef Böhm ve Almanya'da E. Askenasy daha küçük ölçekli bazı ilginç denemeler gerçekleştirmişlerdir. Bu araştırıcılar, alt ucu civaya daldırılmış çok ince bir cam tüpün üst kısmından suyun buharlaşması halinde, buharlaşmaya bağlı olarak, civa sütununun tüpün üst kısımlarına doğru çekileceğini göstermişlerdir. Eğer kesik bir dalın alt kısmı ince bir borunun üst ucuna sıkıca yerleştirilir ve bu daldaki yapraklarda buharlaşma meydana gelirse, benzer olay görülür. Su moleküllerinin ağır bir civa sütununun yukarı çekilmesine yetecek kadar birbirlerine (ve tüpün çeperlerine) sıkıca yapıştıkları açıktır (Şekil 29.20).

TATC teorisine başka denemelerden de destek gelmektedir. 1935'te Alman Botanikçi Bruna Huber ksilemin içine küçük elektrik cisimleri yerleştirerek özsuyunu ısıtmıştır. Araştırıcı daha sonra, ağaç üzerinde, özsuyunun biraz üzerine bir ısı ölçer yerleştirerek ısınmış özsuyunun pilden geçiş süresini ölçmüştür. Huber, sabahları, suyun, ağacın üst kısımların da gövdenin alt kısımlarından daha önce taşınmaya başladığını bulmuştur. Bu, özsuyunun yukarı yöndeki hareketinin ağacın kaidesinde değil, ağacın üst kısmında başladığının göstermektedir.

Günün farklı saatlerinde ağaç gövdelerinin çevresinin titizlikle ölçülmesi sonucu daha fazla kanıt elde edilebilir. Transpirasyon hızının yüksek olması nedeniyle ksilemdeki gerilimin en üst düzeye çıktığı gündüz saatlerinde gövdenin çevresi küçülür-yani, kapalı, esneyebilir, içi sıvı dolu herhangi bir tankın içeriğinin aynen yukarıya çekilmesinde olduğu gibi gövdenin çapı azalır. Daha önce görmüş olduğumuz gibi, yukarıya doğru çekilmenin nedeni buharlaşmadır. Bitkilerin çoğunda ksilemde yükselen suyun % 90'ının, fotosentez ya da büyüme için tüketilmeden buharlaşmayla kaybolduğu gösterilmiştir.

TATC teorisi bitki fizyologları arasında geniş kabul görmüş olmasına karşın, geride bir dizi çözümlenmemiş soru bırakmıştır. Bu te-

ori, ksilemdeki su sütununun hiç aralıksız sürdürülmesine gereksinim gösterir; halbuki, sütunda sıklıkla kopmalar oluşmaktadır. Örneğin, kuraklık sırasında özsuyunun içinde çözünmüş bazı gazlar, gaz kabarcıkları oluşturabilirler ve yine özsuyu, kışın donduğunda, çözünmüş gazlar su sütunu parçalayan kabarcıklar oluşturarak baskı yaparlar. Su sütunlarındaki bu kopmalar sonucu, ksilem elemanlarının daha büyük bir bölümü giderek etkilendikçe, bir gövdenin toplam iletkenliği azalır. Bitkiler bu hava kabarcıklarının onarılması ya da izolasyonu için bazı stratejiler geliştirmişlerdir. Örneğin otsu bitkilerde gece oluşan kök basıncı (trakelerde gerilim azaldığında), kırılan su sütunlarını tekrar birleştirebilir. Donma sırasında çözeltiyi sıkıştaran gazlar sıcaklık arttığında tekrar çözünebilirler. Buna ek olarak, trakeitlerdeki geçitler, sıvıların ksilemin gazla dolmuş ya da zarar görmüş kısımlarına bypass ile geçişine izin verirler. Ayrıca gövdede onarılamayan sütunlardan herhangi birinin yerini yeni sentezlenmiş ksilem halkaları, alır.

ÇÖZELTİLERİN TAŞINIMI

Organik çözeltilerin taşınımı Bitkide başlıca iki çözelti grubu taşınır. Organik ve inorganik çözeltiler. Organik çözeltileri iki ana sınıfa ayırabiliriz: karbonhidratlar (genellikle sakkaroz olarak taşınırlar) ve azotlu organik bileşikler. (Ayrıca, bitkisel hormonlar da taşınırlar).

Çözelti taşınımı ile ilgili klasik yaklaşıma, yukarı yöndeki tüm taşınım ksilemde, aşağı yöndeki taşınım ise flöemde gerçekletiği varsayılıyordu. Bununla birlikte, yaklaşık 1920'de, yukarıya ya da aşağı yönde olsun, karbonhidratların büyük ölçüde flöemde taşındıkları ortaya çıkarıldı.

Taşınımın yönüne ilişkin yapılan ilk çalışmalarda genellikle halkalama denemeleri yapılmıştır. Kabuğun halka şeklinde (kuşkusuz, flöem içeren) bir ağacın gövdesinden çıkarılması halinde, karbonhidratların bu halkanın altındaki tüm bitki kısımlarına taşınamadıkları ve depo besinlerin tükenmesiyle, bu kısımların öldüğü gösterilmiştir. Bu deneme ile, karbonhidratların aşağı yöndeki tışınımlarının gövdeden çıkarılan ksilemden değil, flöemden gerçekleştiği açık bir biçimde ortaya konmuştur. Ayrıca, büyümekte olan bir tomurcuğun hemen arkasındaki bir daldan halka çıkarılması halinde, tomurcuğa karbonhidrat taşınımının da durduğu gösterilmiştir. Yinelersek, taşınımın flöemde gerçekleşmiş olması gerekir; ancak bu durumda taşınım yukarı yönde olmuştur. Buna benzer çok sayıdaki deneme, botanikçileri, karbonhidrat taşınımının büyük oranda flöemde gerçekleştiği sonucuna götürmüştür.

Ancak, botanikçilerin tümü bu görüşü kabul etmemişlerdir. Bazıları, bitkinin çok fazla miktardaki karbonhidratın, çok hızlı taşındığını belirterek, tek başına flöemin böyle bir taşınıma yetmeyeceğini öne sürmüşlerdir. Hepsi bir yana, büyük bir ağacın gövdesindeki işlevsel flöem dokusunun toplam miktarı azdır. Dolayısıyla, bu az sayıda kalburlu borudan çok fazla maddenin geçmesi, fiziksel olarak düşünülemez; kalburlu borular, ksilem elemanları gibi açık değildir. Bununla birlikte, Trinidad'daki Pamuk Araştırma Istasyonundan T.G. Mason ve E.J. Maskell'in de aralarında bulunduğu çok sayıdaki botanikçi, dikkatli halkalama denemeleri sonucunda, inanmak zor olsa da flöemin, şekerlerin taşınımda başlıca yol olduğunu ve bu taşınımın şaşırtıcı bir hızda gerçekleştiğini göstermişlerdir. Washing-



29.21 Büyümekte olan bir bitkide radyoaktif fosforun taşınımı
Bitki, ^{32}P içeren bir besin çözeltisinde bir saat yetiştirildikten sonra, içinde radyoaktif madde olmayan bir çözeltiye geçirilmiştir. Altı saatin sonunda (üst) ^{32}P'nin derişimi, özellikle en genç yapraklarda artmıştır. 96 saatin sonunda (alt) ^{32}P 'un büyük bir bölümü en fazla birikim gösterdiği yaşlı yapraklardan, onların üzerinde bulunan yeni oluşmuş taze yapraklara taşınmıştır. (Koyu bölgelerde ^{32}P daha fazla bulunmaktadır).

ton State Üniversitesinden Susann ve Orlin Biddulph tarafından gerçekleştirilen farklı denemelerde bunu doğrulamıştır. Bu araştırıcılar, bitkileri, radyoaktif karbondan üretilmiş karbondioksit içeren bir atmosferde yetiştirmişlerdir. Bu bitkilerden birinin gövdesinden alınan ince bir kesitin bir fotoğraf filmi ile temas ettirilmesi sonucu elde edilen görüntüden, radyoaktif karbondan sentezlenen şekerin yanlızca flöemde taşındığı açık bir biçimde anlaşılmıştır.

Azotlu organik bileşiklerin taşınması konusunda daha az şey bilinmektedir. Önceleri kökler tarafından başlıca nitrat formunda absorblanan azotun, inorganik formda, ksilemden yapraklara, yukarı yönde taşındığı ve yapraklarda, flöemde taşınacak olan organik maddelere dönüştürüldükleri düşünülüyordu. Bu varsayımın bazı bitkiler için geçerli olması düşünülebilir. Fakat şu an, birçok türde, alınan azotun köklerde süratle amitler ve amino asitler gibi organik bileşiklere dönüştürüldükleri yolunda kanıtlar mevcuttur. Bu organik azotlu bileşikler bazı türlerde, özellikle otsu olanlarda, flöemden yukarıya taşınırlar; ancak bunlar diğer türlerde, özelliklede ağaçlarda, ksilemde taşınırlar. Öyleyse, organik bileşiklerin yukarı yöndeki taşınımlarının tümüyle flöemde gerçekleşmediğini görmekteyiz. Organik bileşiklerin aşağı yöndeki taşınımları ise tümüyle flöemde gerçekleşiyor görünmektedir.

İnorganik çözeltilerin taşınımı Kalsiyum, kükürt ve fosfor gibi organik iyonlar, köklerden yapraklara, yukarı yönde başlıca ksilem ile taşınırlar. Bununla birlikte, bu minerallerin radyoaktif formlarının kullanıldığı denemelerde inorganik iyonların bazılarının bitkilerde çok hareketli oldukları gösterilmiştir. Yani bunlar, flöemden aşağıya ya da flöemden yaşlı yapraklara ve onlardan da daha yeni ve daha aktif olarak büyüyen genç yapraklara taşınırlar. Örneğin fosfor, ksilemde yukarı, flöemde ise aşağı yönde çok kolayca hareket ederek bitkinin her yerine kolayca taşınır. Radyoaktif fosfor içeren bir çözeltide yaklaşık bir gün büyütüldükten sonra fotoğrafik bir plakaya yerleştirilen bir bitkide, en fazla radyoaktif fosfora genç yaprakların sahip oldukları bulunacaktır (Şekil 29.21). Eğer bitki daha sonra radyoaktif fosfor bulunmayan bir çözeltiye aktarılarak, bir ya da birkaç gün büyümeye bırakılır ve tekrar fotoğraf plakasına yerleştirilirse, ortaya çıkan resimde radyoaktif fosforun, daha önce yoğun olduğu yapraklardan henüz yeni gelişmekte olan çok genç yapraklara taşındığı görülecektir. Diğer taraftan, kalsiyum flöemde hareketli olmadığından, yaşlı yapraklardan yeni oluşanlara geçemez. Bu nedenle, bitkilerin topraktan sürekli olarak yeni kalsiyum almaları ve onu düzenli olarak gereksinim duyulan yerlere ksilem aracılığı ile iletmeleri gerekir. Bunun aksine, fosfor, bir bitki içinde yer değiştirebildiğinden ve pek çok kereler yeniden kullanılabildiğinden, bu element, aralıklı olarak verilse bile bitkiler yaşamlarını kolaylıkla sürdürürler. İyi planlanmış gübreleme programlarında, farklı mineral besleyicilerin özelliklerindeki bu tür farklılıklar göz önünde bulundurulmaktadır.

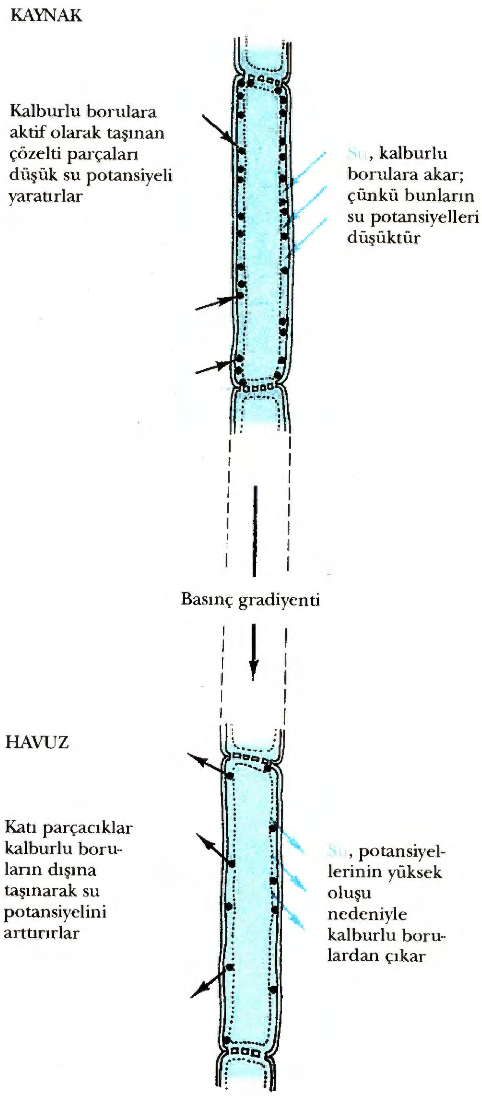
Flöemin işleviyle ilgili basınç-akış hipotezi Organik çözeltilerin hem yukarı, hem de aşağı yönde, flöem aracılığıyla taşındığını görmüştük. Minerallerin aşağı yöndeki taşınımları büyük ölçüde yine flöemde gerçekleşir. Flöemin taşınımdaki işlevi üzerinde uzun yıllar çalışılmıştır. Konuyla ilgili bazı hipotezler ortaya atılmışsa da, hiçbiri tümüyle inandırıcı olamamıştır.

Flöemde taşınımın mekanizmasına ilişkin herhangi bir hipotezde bazı gerçeklerin dikkate alınması gerekir: (1) Taşınım, genelde, yalnızca basit difüzyonla gerçekleşenden çok daha hızlıdır (saatte 1 m'nin üzerinde). Gerçekten, bir sıvı içindeki difüzyonuna göre, şekerin, bir pamuk bitkisinin flöeminde 40.000 kez daha hızlı taşındığı hesaplanmıştır. (2) Farklı maddelerin kalburlu borularda taşınım hızları değişiktir. (3) Belirli bir kalburlu boru içinde hareketin yönü periyodik olarak geri dönüşebilir. (4) Komşu kalburlu borularda taşınım zıt yönlerde olabilir. (5) Ksilemin aksi yönünde taşınım, sitoplazmalarını (her ne kadar sitoplazma diğer birçok hücreninkine benzemiyor ise de) kaybetmemiş olan kalburlu elementlerde gerçekleşir. (6) Ksilemdeki trakelerin uçlarının aksine, her bir kalburlu elemanın uçları pek açık değildir. Bunlarda yalnızca kalburlu plaklardaki küçük porların oluşturduğu açıklıklıklar bulunur. Açıkçası, gelişmiş ksilemde olduğu gibi, ölü borulardaki tamamen mekaniksel işlemlerle gerçekleşen taşınım ile değil, aktif hücrelerde meydana gelen taşınım ile ilgilenmekteyiz.

Flöemde taşınımla ilgili en fazla kabul gören hipotezler, basınç akışı ya da kütle akışını kapsar. Kütle akışı, su ve suda çözünmüş maddelerin bir turgor basıncı gradienti boyunca kalburlu borularda kütlesel akışıdır. Bu işlem, fotosentetik olarak üretilen şekerlerin yapraklardaki flöem hücrelerine aktif taşınımları ile başlar. Daha sonra, bu hücrelerin şeker içerikleri yüksek konsantrasyonlara ulaşınca, su potansiyelleri düşer; suyun bunlara difüzyonla geçme eğilimi artar. Şekerden sonra suyun pasif olarak ozmozisle girişi, hücrenin turgor basıncının yükselmesine neden olur. Böylece, oluşan hidrostatik basınç altında, maddeler, kalburlu borular boyunca bir hücreden diğerine kütle halinde geçmeye zorlanırlar. Aynı zamanda, şekerlerin kullanılmakta olduğu ve kalburlu borulardan aktif olarak uzaklaştırıldığı depo organlarında ya da aktif olarak büyüyen dokularda su potansiyeli artar. Bu nedenle borular su kaybetme eğilime girerler ve turgor basınçları düşer.

Öyleyse, kalburlu boruların içerikleri bitkinin bir kısmında ("kaynak") önemli bir turgor basıncı altında, bitkinin diğer kısmında ise ("havuz") daha düşük turgor basıncı altındadır. Bunun sonucunda, kalburlu boruların içindeki maddeler yüksek basınç altındaki kaynak ya da "üretici" bölgeden (genellikle yapraklar; fakat erken bahardaki gibi, bazen, rezervler kullanım için mobilize edildiklerinde bazen depo organları) düşük basınç altındaki bölgelere (havuz, genellikle aktif olarak büyüyen "tüketici" bölgeler ya da biriktirme depoları) kütle akışıyla taşınırlar. Bu işlemlerin tümü, kaynak ya da üretici uçta bulunan hücrelerin çok büyük miktarlarda su almalarına bağlıdır. Çünkü bu hücrelerin su potansiyelleri düşüktür. Diğer yandan bu işlemlerin bağlı olduğu başka husus havuz ya da tüketici uçta bulunan hücrelerden büyük miktarlarda su kaybedilmesidir (Şekil 29.22). Bunun nedeni ise oradaki hücrelerin su kaybetmeleridir. Bu nedenle, flöemde taşınım itme kuvvetine dayalı basınç-akış hipotezine göre, ksilemde taşınım ise bunun aksine transpirasyonun çekme kuvvetine dayalı TATC teorisine göre oluşmaktadır.

Basınç-akış hipotezi itiraza açıktır. Bu hipoteze göre maddenin, bir kalburlu boru elemanından diğerine nispeten serbestçe akabileceği varsayılmaktadır. Ancak, ardışık kalburlu boru elemanları arasında bulunan kalburlu plaklardaki açıklıklar gerçekten çok küçüktürler. Ayrıca, yıllar boyu sürdürülen araştırmalar, kalburlu eleman-



29.22 Flöem taşınımına ilişkin basınç-akış modeli



29.23 Flöemi delen bir afit.
Bir ıhlamur ağacı dalının alt tarafında bu afidin iğnesi, flöemdeki bir kalburlu boruya ulaşmak için kabuğa girmiştir. Afidin arkasında görüldüğü gibi, artan şeker, "tatlı özsu" olarak salgılanır. Karıncalar, genellikle tatlı özsuyu toplayarak kullanırlar.

larda sitoplazmanın özellikle kalburlu plakların çevresinde aşırı ölçüde akışkan olduğunu göstermiştir. Bununla birlikte, 1950'lere kadar sitoplazmadan örnek almak için invaziv (içine birşeyler sokma) yöntemler kullanılmıştır. İçeri sokulan ince borular, kalburlu borulara istenmeyen zararlar vermiştir. Bu tip zararların oluşması durumunda kalburlu plaklardaki porlar hızla kapanmaktadır. Bu olay, iç kısımda çok viskoz bir sıvının bulunduğunun bir belirtisi olsa bile, olasılıkla bitkideki yara iyileştirici sisteminin etkinliğini gösterir. Gövdelerde flöem sıvılarını emen küçük böceklerin yani afitlerin, yaralanmaya karşı bitki tarafından herhangi bir tepkiyi başlatılmaksızın duyarlı stilitlerini sokabilmeleri çok ilginçtir (Şekil 29.23). Son yapılan araştırmalarda bitkilerle beslenen afitlerin stilitleri kesilerek alınmaktadır. Bu sitilitler, sonradan flöem örneğinin incelenmesinde kullanılmaktadır. Şu ana kadar elde edilen sonuçlar, sıvının çok akışkan olmadığını göstermiştir. Bu basınç-akış hipotezinin, çözeltilerin dikey taşınımları için en olası açıklama olduğunu göstermektedir.

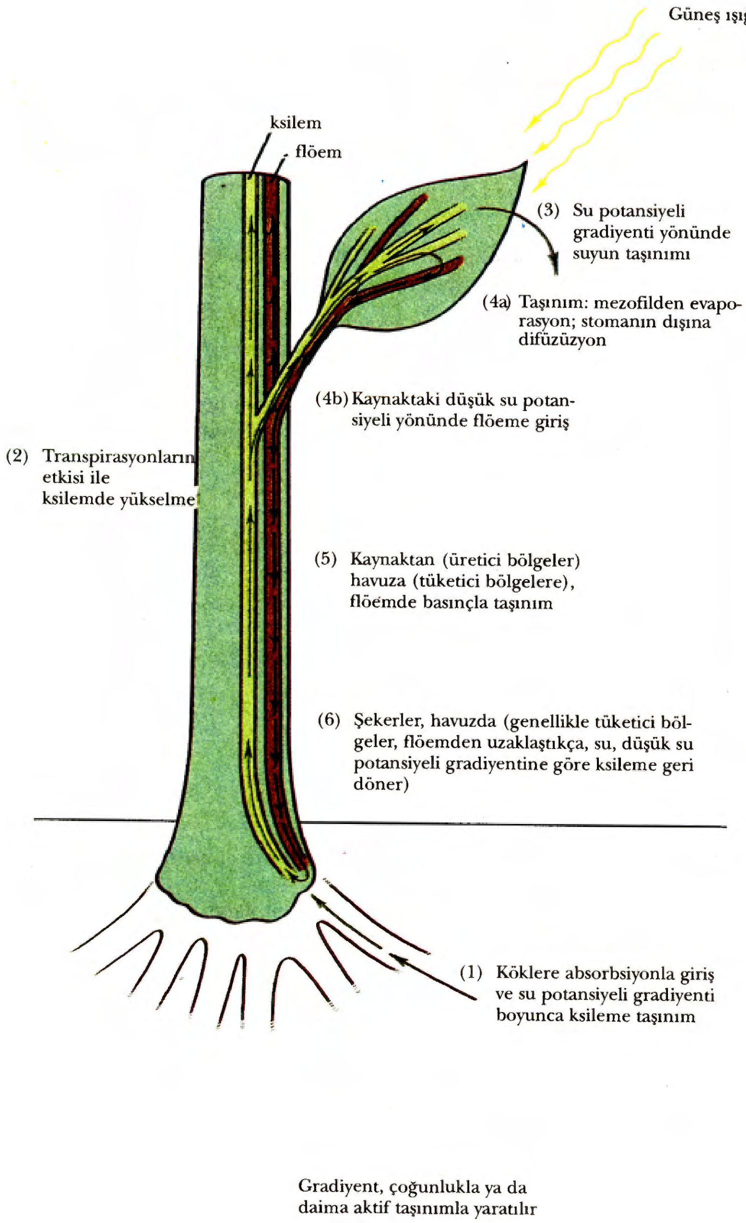
SU DÖNGÜSÜ

Son bölümde, bitkilerin, gram başına, hayvanlardan 15-20 kat daha fazla suya gereksinimleri olduğunu belirtmiştik. Bu suyun bir kısmı büyüme için gereklidir: su yeni oluşan sitoplazmanın ve fotosentezin bir ham maddesidir. Bununla birlikte, ksilemde yükselen suyun % 90'dan fazlası yaprakların gaz alış-verişi yapan yüzeylerinden basit bir şekilde buharlaşma sonucu kaybolur (Şekil 29.24). Görmüş olduğumuz gibi, şekerlerin taşınımına yardımcı olmak için küçük bir miktar su, ksilemden flöeme (ve daha sonra geriye) geçerek aktif biçimde dolaşır. Bitkiler, sürekli olarak taze su sağlanmaksızın, inorganik besleyicileri ya da fotosentetik olarak üretilen bileşenleri taşıyamazlar: büyümeleri kendi metabolizmalarının izin verdiği minimum düzeyin üzerine çıkamaz ve fotosentez yapamazlar; hatta narin yapılı yapraklarını bile soğutamazlar.

Suyun kazanımı ve korunması birçok tür için başlıca sorundur. Stoma açıklığının suyun kullanılabilirliği için kilit rol oynadığını görmüştük: topraktan yeterli su elde edilmediğinde stoma kapanır ve transpirasyon tümüyle durur. 7. Bölümde de gördüğümüz gibi, kuraklığa uyum sağlamış bazı bitkiler özel karbon bağlama yollarına (C_4 ve CAM) sahiptirler. Bu özel karbon yolları bu tür bitkilere stomaları kapalıyken bile fotosentez yapma olanağı sağlar. Gaz alışverişini sağlayan stomalar, geceleri düşük sıcaklığın transpirasyonu engellemesiyle açılarak gaz alışverişine izin verir.

Kuru hava ve rüzgar da su kaybını arttırılabilir. Yaprak şekli bitkinin olağan yaşama ortamının iyi bir göstergesidir. Diğer ağaçlar ve yapraklar tarafından rüzgardan ve yüksek sıcaklıktan korunan orman ağaçlarının yaprakları genellikle düz ve geniştir; bu türler için daha yüksekteki yapraklardan süzülerek gelen az miktardaki ışığın yakalanması, suyun korunmasından daha önemlidir. Diğer taraftan, açık, rüzgâr alan düzlüklerde yaşayan bitkilerin ise küçük, daha kalın ve dar yapraklara sahip olmaları gerekir; genellikle, su sınırlayıcı, ışık ise boldur.

Bununla birlikte, bir bitkinin uzun süreli iş yapabilen en önemli organı kökleridir. Daha geniş ve (genellikle) daha derin kök sistemi bir bitkinin büyümesi için gerekli olan suyu bulabilme potansiyelini arttırır. Kurak koşullara uyum sağlamış olsa bile, bir mısır bitkisinin bir mevsim boyunca yaklaşık 200 lt. suya gereksinimi vardır. Bu bitki



29.24 Bitkilerde su taşınımının özeti
Su, düşük bir su potansiyeli gradiyenti yönünde hareket ederek köke girer (1) ve transpirasyonla kisilemde yükselir. (2) Şu, ya gaz alış verişi yapan yüzeylerden buharlaşacağı (4a), ya da düşük su patansiyeli grediyenti boyunca flöeme çekileceği (4b) başka bir düşük su potansiyeli gradiyentine akarak (3) kisilemden yapraklara taşınır. Düşük su potansiyeli gradiyenti yönünde sürekli olarak daha fazla su girmesi sonucu, flöemdeki su, çözeltilerin (başlıca sakkaroz; 5) kaynağından (üretici bölgeler) uzaklaştırılır. Çözeltiler, bir havuzun (tüketici bölge) dışına taşındığında, su geriye ksileme bir su potansiyeli grediyenti doğru hareket eder (6). Suyun taşınması için gerekli enerji, köklerdeki iyonların aktif taşınımı (1), güneşin etkisiyle yapraklardaki suyun evaporasyonu (4a), kaynakta, şekerlerin flöeme aktif taşınımı (4b) ve şekerlerin havuzlara aktif taşınımları sonucu (6) üretilir.

bu sorunu, tüm kök sisteminin toplam uzunluğu 1000 km'nin üzerine çıkıncaya değin, köklerini günde 50 mm büyüterek çözer. Bir bitkinin köklerine zarar verilmesi halinde o bitki birkaç gün içerisinde ölebilir. Kuraklığın etkisiyle bitki önce solgunlaşır, daha sonrada ölür. Bundan sonraki bölümde göreceğimiz gibi, hayvanların büyük bir bölümü serinlemek ve artıklarını uzaklaştırmak için büyük miktarda suya gereksinim duyarlar; buna bağlı olarak, çoğu, taşıma sıvısının tekrar döngüye sokulmasına olanak sağlayan sistemler geliştirmişlerdir.

ÇALIŞMA SORULARI

1. Kök basıncı ve kılcallığın, ksilemde suyu birkaç santimetre hareket ettirebildiği düşünülürse, transpirasyon ve gerçek sıvı sirkülasyonu yapmaksızın suyu koruyabilen bir bitki tasarlayabilir misiniz? Çeşitli ortamlarda alışageldik bitkilerle rekabette böyle bir tasarımın fayda ve maliyeti ne olabilir? (s.832, 838-39).
2. Dünya atmosferinde yüzde 21 CO_2 ve sadece yüzde 0,03 O_2 bulunsaydı, bitkilerde ne tür bir farklılığın görülmesi beklenirdi? Hayvanlardaki farklılık nasıl olabilecekti?
3. Sıcak ve rutubetli bir günde tipik bir bitkinin fizyolojisi nasıldır? (Hem güneşlilik hem de bulutluluk seçeneklerini göz önünde bulundurunuz), (s. 833-84, 838-39).
4. Afitler, fotosentetik olarak aktif kaynaklara giden gelişmiş gövdelere göre, bitkilerin büyümekte olan uç kısımlarında daha yaygındırlar. Bunun bir anlamı var mıdır? Bitkilerin aktif taşınım sistemleri yeniden tasarlanabilseydi, herhangi bir yeni kimyasal üretmeksizin ve düzlemi değiştirmeksizin bir bitkinin afitlere karşı nasıl daha iyi savunma yapmasını sağlayabilirdiniz? (s. 838).

BÖLÜM İLE İLGİLİ KAVRAMLAR

- Bir çok organizma için tek başına difüzyonun yetmezliği
- Sitoplazmik akışın mekanizmaları ve rolü.
- Bitki gövdelerinin ve köklerinin bileşenleri ve bunların rolleri
  - Ksilem
  - Yumuşak oduna karşı öz odunu.
  - Trakelerin zıttı trakeitler
  - Flöem
  - Kalburlu elementlerin ve boruların yapı ve işlevi
  - Kambiyum
  - Öz
  - Işınlar
  - Periderm ve kabuk
- Bitkilerde iletim dokusunun yapısı
  - Monokotiller
  - Otsu dikotiller
  - Odunsu dikotiller
- Bitkilerde sıvı taşınımı
  - Ksilem
  - Kök basıncı
  - TATC mekanizması
  - Transpirasyonun rolü
  - Gerilimin rolü
  - Kohezyonun rolü
  - Su-potansiyeli gradientlerinin rolü
- Flöem
  - Taşınım özelliği: su-potansiyel gradientlerinin üretici ve tüketici bölgelerdeki rolü
- Bitkilerde su kaybı ve çevrimi.

ÖNERİLEN KAYNAKLAR

BIDDULPH, O., and S. BIDDULPH, 1959. The circulatory system of plants, *Scientific American* 200 (2). (Offprint 53) *Excellent discussion of the physiology of phloem by two investigators who carried out some of the early radioactive-tracer studies of mineral transport.*

RAVEN, P. H., R. F. EVERT, and S. E. EICHHORN, 1986. *Biology of Plants*, 4th ed. Worth, New York. *An authoritative textbook.*

ZIMMERMAN, M. H., 1963. How sap moves in trees, *Scientific American* 208 (3). (Offprint 154)

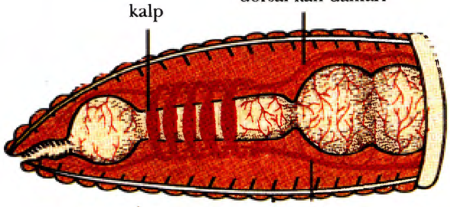
Bölüm **30**

HAYVANLARDA MADDE TAŞINMASI



on bölümde tartışılan iletim demetli bitkiler ve birhücreli organizmalar gibi, hayvanlar da vücutlarındaki her hücreye besin ulaştırmak ve metabolik atıkları uzaklaştırmak sorunuyla karşılaşırlar. Birhücreli organizmaların bu konuyu zarlarda basit difüzyon ve buna ek olarak aktif taşımayla çözdüklerini görmüştük. Çünkü bunların yüzey alanı, hücre hacmine oranla geniştir. Difüzyon ve aktif taşıma, çok hücreli organizmalar için de yeterli olabilir, yeter ki bunların vücudu, hücrelerin tamamının, çevredeki ortamla temas edebilecekleri kadar ince olsun. Örneğin yaprakları sadece iki hücre kalınlığında olan yosunlar gibi. Fakat iletim demetli bitkilerde olduğu gibi büyük organizmaların çoğunluğunda özelleşmiş iç taşıma sistemleri bulunmalıdır.

Bitkilerin aksine, hayvanlar genellikle aktif harekete uyum yapmışlardır. Aktif yaşamın gerektirdiği daha hızlı metabolizma, bunları, daha önce gördüğümüz hücre içi işlemler desteklense dahi, difüzyon gibi yavaş bir olaya daha az bağımlı kılmıştır. Bunun da ötesinde, yaşama biçimleri nedeniyle hayvanların gövdesi bitkilerde olduğu gibi, bir ya da iki boyutta geniş, üçüncüsünde düz ve ince değildir. Yine de bu kuralın istisnaları vardır. Nisbeten büyük ve hareketsiz bazı hayvanlarda, bazı büyük su bitkilerinde olduğu gibi, bir taraf ince kalabilir. Deniz pervaneleri, ince; ancak geniş olan bir sölenter grubu, böyle bitki benzeri hayvanlara bir örnektir. Bir başka örnek de bağırsak solucanlarıdır. Bunların uzunluğu 20 m ya da daha fazla olabilir;



30.1. Bir topraksolucanının dolaşım sistemi
Her iki yanda beş tane olmak üzere, on kalp, kanı, uzunlamasına yerleşmiş damarlar boyunca pompalarlar. Bu damarların kendileri de atım yaparak kanın hareketine yardımcı olurlar.

fakat her zaman düz ve incedirler ve hiçbir hücreleri, konakçının sindirim kanalında kendilerini çevreleyen besin kaynaklarından uzak değildir.

Yine de genelde, sadece çok küçük hayvanlarda dolaşım sistemi bulunmaz. Hatta, difüzyonun en önemli rolü oynadığı küçük hayvanlarda da vücut planı bazı taşıma uyumları gösterir. Hidranın vücut duvarı (Bakınız Şekil 27.11, Sayfa 773), temelde sadece iki hücre kalınlığındadır; fakat iç tabakanın hücreleri dahi, çözünmüş oksijen içeren suyla doğrudan temastadır. Çünkü bu su, gastrovasküler boşluk içine çekilir. İlk bakışta dokunaçlardaki hücreler besin kaynağından uzak gibi görünebilirler; fakat daha yakından incelenince görülür ki gastrovasküler boşluğun kolları her dokunaçın içine uzanır ve besin parçacıkları, dokunaç hücreleri tarafından doğrudan bu boşluk içinden absorbe edilebilirler. Planaryalar (Bakınız Şekil 27.13, sayfa 774) bir başka örneği oluşturular. Bunların gastrovasküler boşluklarının vücudun tüm kısımlarına kollar verdiğini ve ilkel bir taşıma sistemi gibi işlev gördüğünü görmüştük. Demek ki hidralar ve planaryalar gibi küçük hayvanlar, normalde difüzyon ve hücre içi taşımaya ek olarak uyumlara sahiptirler. Fakat bu hayvanlar, tıpkı daha büyük deniz pervaneleri ve bağırsak solucanları gibi, hayvanlar arasında bir kuraldan çok istisnaları oluştururlar. Vücut büyüklüğü, vücut şekli ve aktivite, hayvanların çoğunluğunun, tıpkı damarlı bitkilerde olduğu gibi, besinlerin ve atıkların vücut içinde verimli olarak taşınmaları için gerçek dolaşım sistemlerine sahip olmaları gerektiğine işaret eder.

Hayvanların dolaşım sistemi normalde bir çeşit pompa içerir ve buna ***kalp*** adı verilir. Kalp sayısı, bizde olduğu gibi sadece bir tane olabileceği gibi çeşitli sayılarda ayrı kalpler halinde de olabilir. Örneğin topraksolucanlarında, hayvanın her iki yanındaki beş kan damarı, atarak, kanı ana dorsal damardan ana ventral damar içine pompalarlar (Şekil 30.1). Birçok böcekte hem büyük bir genel kalp hem de bacaklarının ve kanatlarının tabanında bir dizi küçük yardımcı kalp bulunur.

Kalbin bir yönde pompalama hareketi, bir yönlü kapakçıklar sistemiyle birlikte, kanı devre içinde düzenli bir biçimde hareket ettiririr. Bu devre, birtakım kanallar ya da damarlarla sıkıca çevrelenmiş olabilir ki bu durumda buna ***kapalı dolaşım sistemi*** adı verilir ya da devre içinde, damarların bulunmadığı ve kanın sinüsler olarak bilinen geniş açık boşluklarda aktığı bazı bölgeler bulunabilir ki böyle bir sisteme de ***açık dolaşım sistemi*** denir. Kapalı dolaşım sistemleri, topraksolucanları ve tüm omurgalıları da içeren çok sayıda hayvanın özelliğidir. Açık dolaşım sistemleri de yumuşakçaların çoğunun (salyangozlar, istridyeler, deniz tarakları, vb) ve tüm eklembacaklıların (böcekler, örümcekler, yengeçler, istakozlar, vb.) özelliğidir.

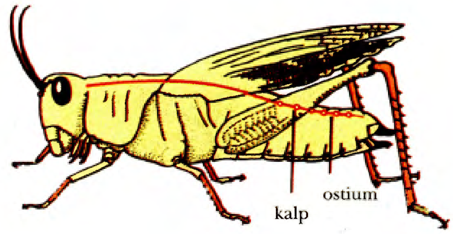
BÖCEKLERDE DOLAŞIM

Açık bir sistemde kanın hareketi, kapalı bir sistemdeki kadar hızlı ve verimli olmayacağından, böcekler gibi aktif ve nispeten yüksek metabolik hıza ve kusursuz bir iç düzenlemeye sahip hayvanların açık dolaşım sistemine sahip olmaları şaşırtıcı gelebilir. Fakat hatırlayacağınız gibi böcekler dokularına oksijen taşınması bakımından kana bağımlı değildir. Bu işlev çok dallı trake sistemi tarafından yerine getirilir. Bunun sonucu olarak, kanın çok hızlı ya da düzgün akması, bö-

cekler için yaşamsal önemde değildir. Bu, bir canlının çeşitli sistemlerinin, onun ihtiyaçlarına uyum gösterirken karşılıklı etkileşimlerine güzel bir örnek oluşturur.

Böceklerin dolaşım sistemi, diğer birçok eklembacaklınınkinden dahi daha basittir. Genellikle, bir böcekteki tek belirgin kan damarı, ki kalp olarak kabul edilir, hayvanın toraksının ve abdomeninin üst tarafında, vücut boyunca uzanan bir damardır (Şekil 30.2). Kalbin arka tarafında, bir dizi açıklık, ostiumlar, bulunur. Bunların herbiri, kanın sadece damar içine doğru hareketine izin veren kapakçıklar tarafından kontrol edilir. Kalp kasıldığı zaman kanı, açık olan ön ucundan dışarı, baş bölgesine iter. Tekrar gevşediği zaman kan, ostiumlar yoluyla kalbe dolar. Kan kalbin dışına çıktığında artık damarlar içinde değildir. Venler, kılcallar ya da arterler bulunmaz. Sadece, kapakçıklarıyla ve bazen bir arter olarak adlandırılıp ön ucu oluşturan kısa bir uzantısıyla birlikte kalbin kendisi bulunur. Kan, sadece böceğin iç organlarının arasındaki boşlukları doldurur. Böylece bu organlar kanla doğrudan temasta olurlar.

Kalbin hareketi, kanın ön uçtan çıkıp vücut boşluklarında yavaşça ilerledikten sonra, arka uçtan yeniden kalbe girmesini sağlar. Hayvanın aktivitesi sırasında, vücut duvarındaki ve bağırsaktaki kasların karıştırma etkisiyle kanın hareketi hızlandırılır. Böylece, hayvanın organlarının hızlı besin sağlanması ve atıkların uzaklaştırılmasına en fazla ihtiyaç duydukları, koşma ya da uçma gibi hayvanın en aktif olduğu durumlarda, kan, aktivitenin kendisi nedeniyle, nispeten hızlı hareket eder.



30.2. Bir çekirgenin dorsal kalbi
Kan, kalbe ostiumlardan girer ve açık ön ucundan ileri ve dışarı pompalanır.

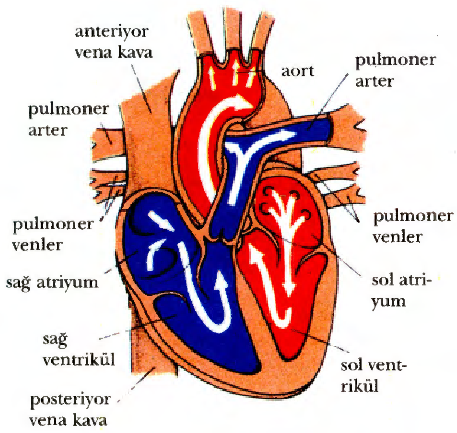
OMURGALILARDA DOLAŞIM

DOLAŞIMIN İZLEDİĞİ YOL

Omurgalıların tümü, temel olarak bir kalp ve çok sayıda atar damar, kılcal ve toplar damardan oluşan kapalı bir dolaşım sistemine sahiptir. ***Arterler***, yani ***atar damar***lar, kanı kalpten uzaklaştıran kan damarlarıdır. ***Venler***, yani ***toplar damar***lar ise kanı kalbe geri taşırlar. Yaygın bir kanının aksine, bu iki tip damarın tanımının, taşınan kanın özelliğine göre yapılmadığına dikkat ediniz. Her ne kadar arterlerin çoğu oksijenlenmiş kan ve venlerin çoğu da oksijenini kaybetmiş kan taşırlarsa da, oksijen içeriği bunları birbirinden ayırdetmek için her zaman güvenilir bir yol değildir. Gerçekten de, ileride göreceğimiz gibi, akciğerlerden kalbe gelen ven vücuttaki en fazla oksijenlenmiş kanı taşır. ***Kılcallar***, arterleri venlere bağlayan ince damarlardır. Normalde, arteriyol adı verilen çok küçük arterlerden, venül adı verilen çok küçük venlere doğru uzanırlar. Kan ile diğer dokular arasındaki madde alış verişinin çoğu kılcalların ince duvarlarında yer alır.

Kanın dolaştığı gerçekten belirgin olarak görülebilir. Her şeyin ötesinde, kalbin sürekli olarak atması, vücut işlevlerinin en göze çarpanıdır. İnsanda el bileğinde ya da elin arka kısmında kan damarları açıkça görülebilir ve bu damarlardaki nabız kolaylıkla hissedilebilir. Yine de yüzyıllarca bu fikir, iyi eğitim görmüş kişilerde bile kabul görmemiştir. Kalbin pompalama hareketi göz ardı edilmiş ve hatta kalp bir pompa olarak kabul edildikten sonra dahi dolaşım fikri yabancı olarak kalmıştır. Kanın, dokulara sızana kadar, venler içinde gel-git hareketiyle aktığı düşünülmüştür.

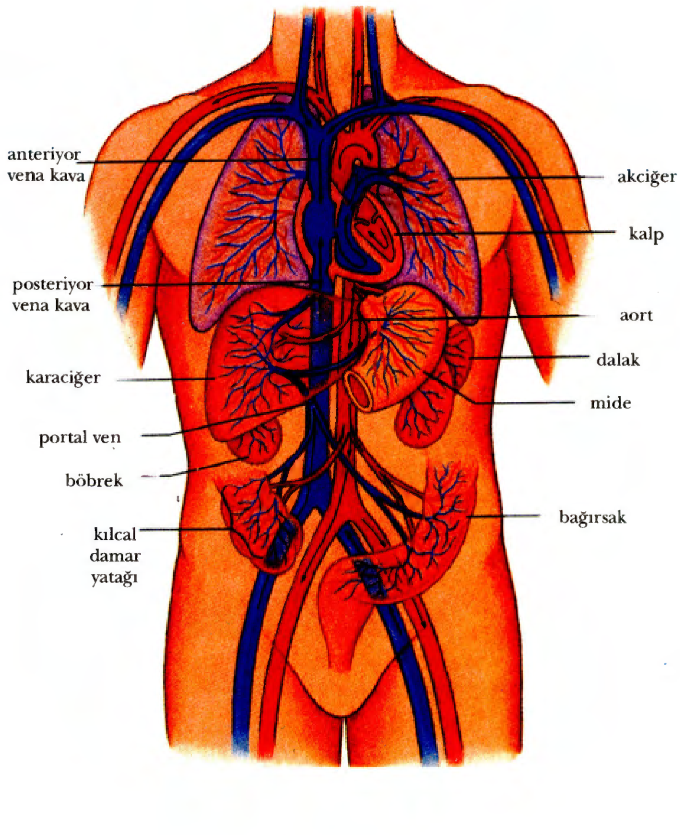
İnsan vücudunun çalışmasını anlama yönünde en büyük dönüm noktası 1628'de gerçekleşmiştir. Bu tarihte, büyük İngiliz biyoloğu



30.3 İnsan Kalbi
Oklar, kan akımının yönünü göstermektedirler (oksijenli kan, kırmızı; oksijenini kaybetmiş kan, mavi).

William Harvey, solucan ve böceklerden insana kadar pek çok değişik hayvan türü üzerindeki geniş çaplı inelemeleri üzerine kurduğu kısa bir çalışmayı yayınlamış ve burada kanın dolaşımı fikrini açıkça ifade etmiştir. Hiç kılcal bir damar görmemiş olmasına karşın, dolaşım sisteminin temel bileşenlerini bugün bildiğimiz gibi özetlemeyi başarmıştır. Harvey'in çalışması sadece dolaşım sistemiyle ilgili bilginin gelişmesini sağlamakla kalmamış, vücut işlevlerinin fizik ve kimya temelinde anlamaya çalışma girişimi olarak, modern fizyoloji biliminin başlangıcını belirlemiştir.

İnsandaki devre Gelin, kanın insan dolaşım sistemindeki hareketini, kollardan ya da bacaklardan kalbe dönen kanla başlayarak izleyelim. Bu kan, kalbin ***sağ atriyum*** ya da sağ kulakçık adı verilen, sağ üst bölmesine girer (Şekil 30.3 ve 30.4). Daha sonra bu bölme kasılarak kanı bir kapakçık (triküspit kapakçık) yoluyla sağ ventriküle yani kalbin sağ alt bölmesine iter. Şimdi, dokulardaki dolaşımını tamamlayıp kalbe dönmüş olan bu kan, az miktarda oksijen ve çok miktarda karbondioksit içerir. Bu, oksijenini kaybetmiş kanı dokulara geri pom-



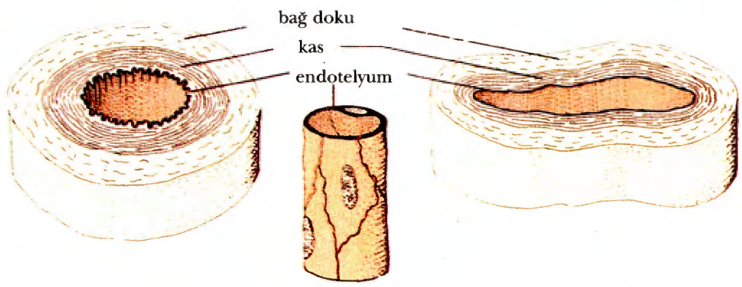
30.4 İnsan dolaşım sisteminin şekli
Kırmızı damarlar oksijenlenmiş kan içerirler; mavi damarlarda ise oksijenini kaybetmiş olan kan bulunur. Oksijenin ve besinlerin kandan dokulara ve karbondioksit ile diğer atıkların hücrelerden kana taşınması bu kılcal damar yataklarının her birinde yer alır. Burada nispeten kalın gösterilmiş olan kılcal damarlar, gerçekte mikroskopiktirler. Çok sayıdaki arter ve bunların beslediği kılcal damar yataklarından sadece bir kısmı gösterilmiştir.

palamanın vücuda hiçbir yararı dokunmaz. Bunun yerine, sağ ventrikülün (karıncığın) kasılması kanı bir kapakçık (pulmoner semilunar kapakçık) yoluyla ***pulmoner artere*** gönderir. Bu da, her biri bir akciğere giden iki kola ayrılır. Akciğerlerde arterler tekrar tekrar dallanırlar ve her son dal, alveollerin duvarı içinde yer alan yoğun kılcal damar yumaklarıyla temas eder. Burada gaz alış verişi meydana gelerek karbondioksit kandan alveol içindeki havaya geçer ve oksijen de kanın alyuvarları içindeki hemoglobin tarafından tutulur. (Her ne kadar bu cisimlere genellikle "kırmızı kan hücreleri" adı verilirse de "korpüskül" adı daha doğrudur; zira memeli korpüskülllerinde çekirdek ve organeller bulunmaz.)

Kan, kılcallardan venüllere geçer. Bunlar da birleşerek, akciğerlerden kalbe doğru akan geniş ***pulmoner venleri*** (***akciğer toplardamarını***) oluştururlar. Dört pulmoner ven (her akciğerden iki tane), kalbin ***sol atriyum*** ya da ***sol kulakçık*** adı verilen sol üst bölmesine dökülürler. Sol atriyum kasılınca, kanı, bir kapakçık (biküspit ya da mitral kapakçık) yoluyla, kalbin sol alt bölmesi olan ***sol ventriküle*** (***karıncık***) iter. Sol ventrikül ise kısa bir süre önce oksijenlenmiş kan için bir pompadır. Kasıldığı zaman kanı bir kapakçık (aort semilunar kapakçığı) yoluyla, ***aort*** adı verilen çok geniş bir artere iter. Aort, kalbin ön kısmından (ayakta duran bir insanda üst kısım) çıktıktan sonra bir yay yapar ve göğüs boşluğunun ve karın boşluğunun orta arka duvarı boyunca, arkaya (insanda aşağıya doğru) ilerler (Şekil 30.4). Aort boyunca dallanan çok sayıda arter, vücudun tüm bölgelerine kan taşır. Örneğin aortun ilk dalı koroner arterdir ve bu, kalbin kendi kas duvarına kan taşır. Aortik yay bölgesinden ayrılan diğer aort dalları, başı, boyunu ve kolları besleyen arterlerdir. Aort, posteriyor olarak uzanırken, vücut duvarına, mideye, bağırsaklara, karaciğere, pankreasa, dalağa, böbreklere, vb., giden arterler dallanırlar. Bu arterlerden her biri, daha sonra daha küçük arterlere dallanırlar ve bu dallanma, en küçük arteriyollerin dokulara gömülü çok sayıdaki kılcallarla temas etmesine kadar sürer. Burada, oksijen, besinler, hormonlar ve diğer maddeler, kandan dışarı çıkıp dokulara geçerlerken, karbondioksit ve azotlu atıklar gibi atık ürünler kan tarafından alınır. Dokular tarafından salgılanan hormonlar ya da bağırsaklardan ve karaciğerden gelen besinler gibi taşınması gereken maddeler de kan tarafından alınırlar. Kan daha sonra kılcaldamar ağından ince venlere geçer. Bunlar da birleşerek, gittikçe genişleyen venleri oluştururlar ve en sonunda bir ya da daha fazla sayıda ven söz konusu organı ya da bölgeyi terkeder. Bu venler de, kalbin sağ atriyumuna dökülen çok geniş iki venden birine açılırlar. Bu venler, başı, boyunu ve kolları besleyen ***anteriyor vena kava*** (bazen ***superiyor vena kava*** da denir) ve vücudun geri kalan kısmını boşaltan ***posteriyor vena kava*** (***inferiyor vena kava***) dır.

Arterlerin ve venlerin duvarlarından, kan ile diğer dokular arasında ya çok az madde alış verişi olur ya da hiç olmaz. Bu damarların duvarı kandaki ve doku sıvısındaki maddelere geçirgen değildir. Arterlerin ve venlerin duvarı üç tabakadan oluşur: (1) en dışta, damarlara özgü esnek ve sağlamlık veren, çok sayıda lifler içeren bir bağ doku tabakası; (2) ortada, damarın genişliğini değiştirebilen bir düz kas tabakası (bazı büyük arterlerde bu orta tabakada da lifler bulunur); ve (3) en içte basit yassı epitelle = endotelyumla astarlanmış bir





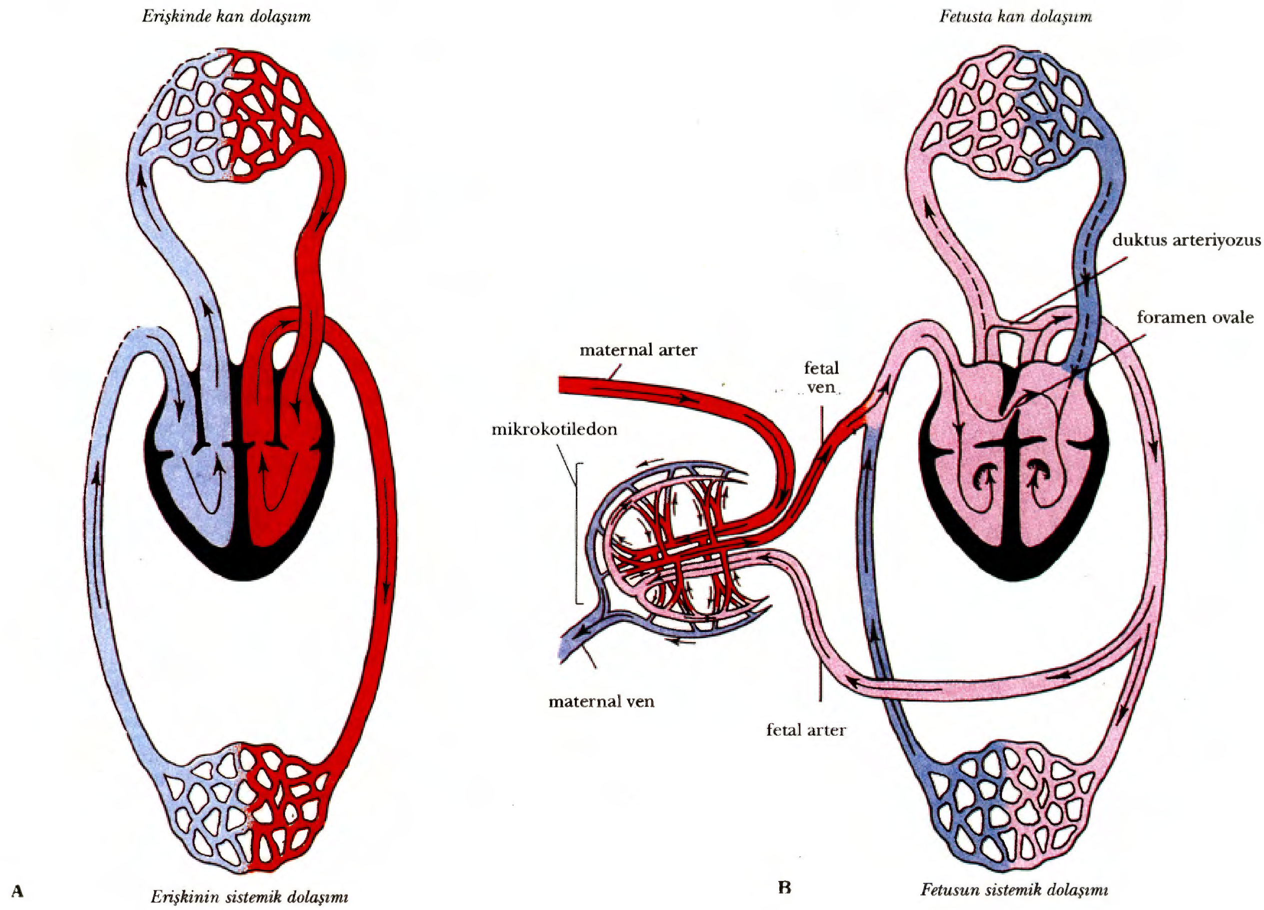
30.5 Arter, ven ve kılcal duvarlarının karşılaştırmalı şekli
Arterlerin ve venlerin duvarlarında aynı üç tabaka bulunur; fakat venlerin duvarı çok daha az güçlüdür ve bunlar kaslar tarafından baskı yapılınca kolaylıkla şekil değiştirirler. Kılcallar, sadece ince bir endotelyumdan oluşan duvarlara sahiptirler. Bir insan vas deferensini kuşatan dokudan alınan taramalı elektron mikroskop fotoğrafında, orta büyüklükte bir arter (sol) ile orta büyüklükte bir ven (sağ), bağ doku içine gömülmüş olarak görülmektedir. Venin artere göre daha ince bir duvara ve daha geniş bir lumene sahip olduğuna dikkat edin. R.G. Kessel and R.H. kardon, Tissues and Organs, W.H. Freeman: San Francisco © 1979'dan.

bağ doku tabakası (Şekil 30.5). Dıştaki iki tabaka ve iç tabakanın bağ doku kısmı, arteriyollerin ve venüllerin uçlarına kadar uzanmaz ve böylece kılcalların duvarı, sadece bir hücre kalınlığındaki endotelyumdan ibaret kalır. Kılcalların bu çok ince duvarlarında madde alış verişi yer alır. Kökler, mikrovilluslar ve madde alış verişi için özelleşmiş diğer yapılarla analoji yoluyla bekleyeceğimiz gibi, kılcal damarlar olağanüstü genişlikte bir emici yüzey oluştururlar. Gerçekten de bazı tahminlere göre insanlarda kılcal damarların uç uca gelmesiyle oluşan uzunluk 100 km'den fazladır.

Şimdi gelin, kanın dolaştığı tüm devreyi yeniden izleyelim. Kan, kalbin sağ tarafına girer ve akciğerlere pompalanır. Burada oksijen alır ve karbondioksit verir. Sonra, kalbin sol tarafına geri döner. Dolaşım sisteminin bu bölümüne ***pulmoner dolaşım*** (Şekil 30.6A) denir. Pulmoner devrede arterlerin oksijensiz, venlerin ise oksijenlenmiş kan taşıdığına dikkat edin. Kan, kalbin sol tarafından aorta ve bunun çok sayıdaki dalları içine pompalanır. Buradan kılcallara, sonra venlere ve en sonunda da anteriyor ya da posteriyor vena kava yoluyla kalbin sağ tarafına iletilir. Dolaşım sisteminin bu bölümüne ***sistemik dolaşım*** adı verilir. Sistemik devrenin arterleri oksijenlenmiş, venleri ise oksijensiz kan taşırlar- pulmoner devredeki rollerinin tersi.

Bir memeli fetusunun gelişmekte olan dokularının oksijenlenmiş kanı nasıl sağladığını merak etmiş olabilirsiniz; zira fetusun akciğerleri çalışmaz. Anne ile fetus arasındaki gaz, besin ve atık madde transferi, plasentada meydana gelir. Geniş bir birleştirici yapı olan plasentada, bir çift özelleşmiş kılcaldamar ağı bulunur. Bunlardan biri fetal kan, diğeri maternal kan taşır (Şekil 30.6B). Umbilikal kort, yani göbek bağı, fetus kanının bir kısmını fetal bacak arterlerinden plasentadaki fetal kılcallara getirir (burada CO_2 ve diğer atıklar maternal kılcallara difüze olurken, O_2 ve besinler fetal sisteme geçerler) ve sonra da posteriyor vena kavaya geri döner. Bu taze oksijenlenmiş kanın çok az bir kısmı akciğerlere gitmek ihtiyacını duyar. Böylece, iki alternatif yol kalır ve bunlar sadece fetusa özgüdür. Bunlardan birincisi bir kapaktır -foramen ovale- iki atriyumu birbirine bağlar. İkincisi duktuz arteriyozustur ve pulmoner arteri aorta bağlar. Her ikisi de oksijenlenmiş kanın sistemik arterlere transfer edilmesini sağlar.

Doğumda maternal kılcallarla olan plasental alış veriş sona erer ve bu iki bağlantı kapanmak zorundadır. Bu, doğumdan sonra sani-



30.6 Memeli dolaşımının şematik diyagramları
Kırmızı damarlar oksijenlenmiş, mavi damarlar oksijensiz kan içerirler. (A) Bir erişkinde, kan sağ ventrikülden akciğerlere geçer ve burada oksijen alır. Daha sonra kalbin sol tarafına döner ve buradan sistemik dolaşıma pompalanır. Son olarak da, oksijeninin büyük kısmını, kılcaldamar yatakları boyunca uzanan hücrelere vermiş olarak, kalbin sağ tarafına geri döner. (B) Bunun aksine, fetusta kanın oksijenlenmesi plasentadaki ters akım sistemiyle gerçekleşir. Burada, fetal kan, maternal kanı taşıyan kılcallar boyunca uzanan kılcaldamarların içinden geçer. Transfer, mikrokotiledon adı verilen, bardak biçimindeki binlerce yapıda yer alır; şekil tek bir bardağın diyagramını göstermektedir. Bu bölümde daha sonra göreceğimiz gibi verimli bir gaz değişimi için özel bir hemoglobin tipi gereklidir. Oksijenlenmiş fetal kan daha sonra kalbe giden sistemik venlere girer ve sistemik dolaşımdan gelen oksijenini kaybetmiş kanla karışır (mor). Kan, sağ atriyuma ulaşınca, foramen ovale ve duktus arteriyozus, kanın büyük kısmını, çalışmayan akciğerler yerine sistemik arterlere yönlendirir.

yeler içinde, ilk nefesle birlikte akciğerlerin genişlemesi sonucunda, gerçekleşir. Yeni doğanın akciğerlerindeki kılcaldamar ağları açılınca, kan, ilk defa olmak üzere pulmoner arterlerde ve venlerde, büyük miktarda akmaya başlar. Bunun sonucunda, sağ atriyumdaki basınç büyük ölçüde düşerken, sol atriyumdaki basınç aniden yükselir

ve bu ikisi arasındaki açıklık kapanmaya zorlanır. Aynı zamanda pulmoner arterde artan kan akımı bu damarı genişletir ve şimdi artık bir işe yaramayan duktus arteriyozus kasılır. Daha sonra da hem bu kanal hem de kapak yeni hücrelerin büyümesiyle kalıcı olarak örtülür.

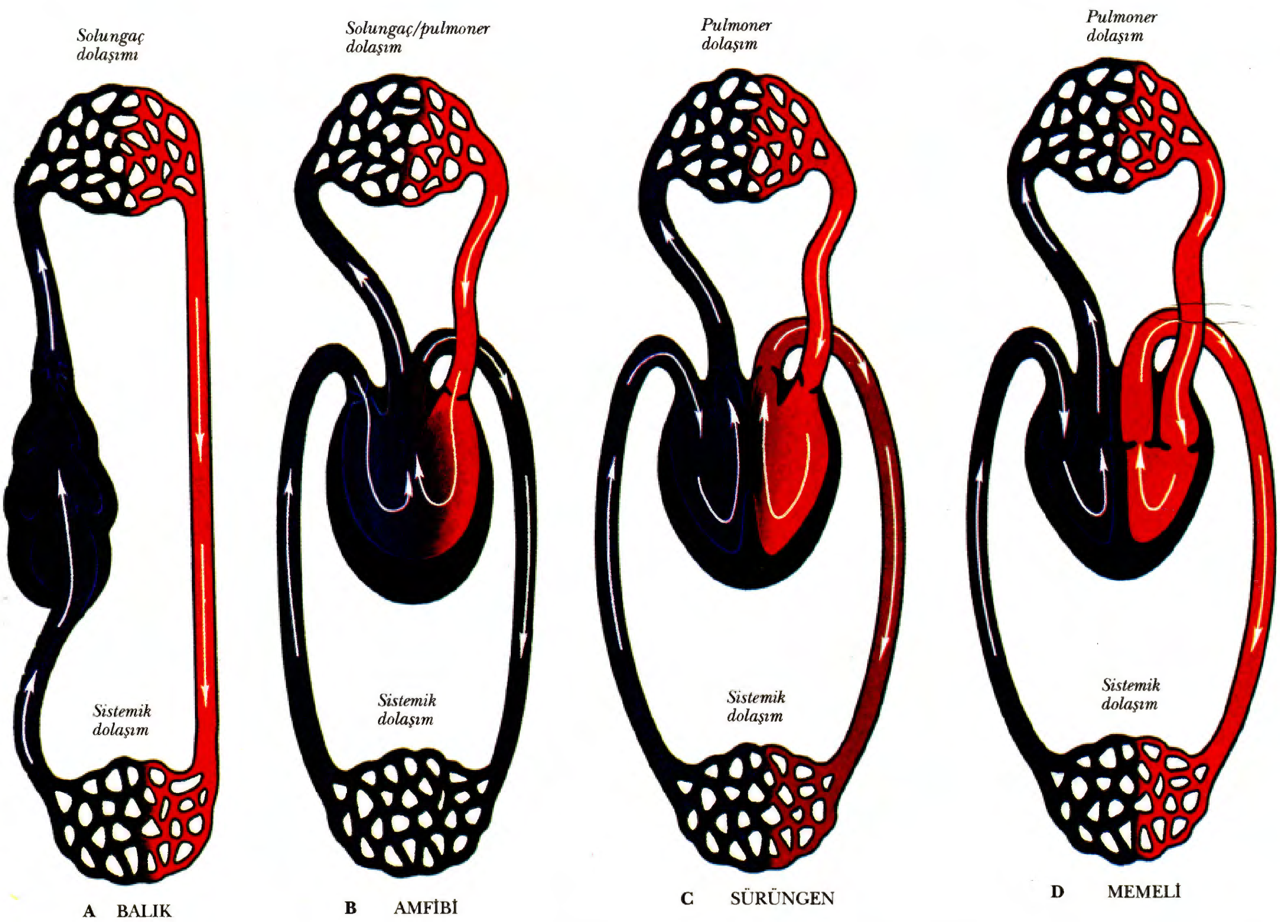
Diğer omurgalılarda dolaşım Gördüğümüz gibi, göğüs boşluğunda, sternumun (göğüs kemiği) hemen altında yer alan insan kalbi, aslında bir arada iki kalp gibidir; zira normal bir kalbin sol tarafındaki kan, sağ taraftaki kandan tamamen ayrıdır. Bu tip kalp - dört odacıklı ve kısımların birbirinden tamamen ayrılmış olduğu - memeliler ve kuşlar için tipiktir. Bu iki orumgalı grubuna, birlikte, sıcakkanlılar adı verilir. Çevre sıcaklığındaki dalgalanmalardan etkilenmeksizin, nispeten yüksek sabit bir vücut sıcaklığını koruyan bu hayvanlar, yüksek bir metabolik hıza ve çok duyarlı iç kontrol mekanizmalarına sahiptirler. Dokuların oksijence zengin kanla beslenmeleri bunlar için kaçınılmazdır. Pulmoner dolaşımdan gelen oksijence zengin kan, sistemik dolaşımdan gelen oksijence fakir kanla karışsaydı, bu, bu hayvanlar için bir dezavantaj olurdu.

İlkel omurgalıların kalbi, doğrusal olarak (bir hat boyunca) yerleşmiş, sadece bir atriyuma ve bir ventriküle sahiptir. Modern balıklar, bu doğrusal tasarımın daha ince işlenmiş halini sergiler (Şekil 30.7A). Bunlarda oksijenlenmiş ve oksijenini kaybetmiş olan kanlar, karışmazlar; çünkü solungaçların kılcal damarlarında havalandırılmış olan kan, önce kalbe dönmeksizin, doğrudan solungaçlardan sistemik dolaşıma geçer. Bu tek pompa stratejisinin bir zayıf yanı vardır: solungaç kılcallarındaki yüksek direnç nedeniyle, sistemik dolaşıma katılmak üzere solungaçları terketmekte olan kan, nispeten düşük bir basınç altındadır ve bu nedenle sistemik kılcallar içinde durgun akar. Buna karşın, solungaçlar, sudan yüzde 80-90 verimle oksijen aldığından, sistem hemen hemen bildiğimiz akciğerler kadar iyi çalışır.

Bu sorun, diğer omurgalılarda, solungaç/akciğer ile sistemik dolaşım arasına, basıncı arttırmak için, ikinci bir pompa eklenmesiyle çözülmüştür. Kuşlar ve memelilerin aksine, amfibilerde ve sürüngenlerde bu iki pompa, birbirlerinden tamamen ayrılmamışlardır. Amfibilerde, kalbin belirgin birer sağ ve sol atriyumu vardır; fakat ventrikül bölünmemiş bir yapıdadır (Şekil 30.7B). Sürüngenlerde ise ventriküller daha belirgindir (Şekil 30.7C). Her ne kadar amfibi kalbinde oksijenlenmiş ve oksijence fakir kanların karışması kaçınılmazsa da, amfibi kalbi başarılı şekilde uyum yapmıştır. Bu hayvanların büyük kısmı zamanlarının çoğunu su içinde geçirdiklerinden, derideki kılcallar, akciğerlerden bağımsız olarak gaz değişimi yapma yeteneğine sahiptirler. Sürüngenlerde ventrikülleri ayıran kaslı kenarlar, nispeten az karışmanın meydana gelmesine yol açarlar.

KANIN POMPALANMASI

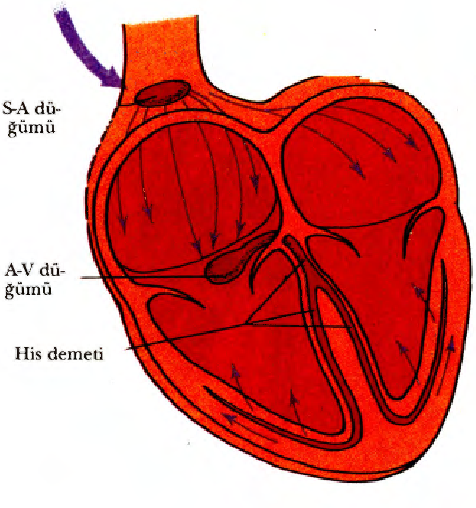
Kalp insan kalbi iki kısımlı olmasına karşın, bu iki yarı temelde birlikte atar. Atım, kalbin kendisi tarafından oluşturulur ve merkezi sinir sisteminden bağımsız hareket ederler. Tüm sinir bağlantıları kesilecek olsa, atım hızı hafifçe değişse bile, kalp normal biçimde atmaya devam eder. Büyük bir olasılıkla bildiğimiz gibi, bir kurbağa ya da



30.7 Omurgalılarda kalbin şematik karşılaştırılması (A) Günümüz balıklarında kan, doğrusal, ve çok odacıklı bir kalp tarafından solungaçlara pompalanır ve burada oksijenlenir. Oksijenlenmiş kan (kırmızı), başka bir pompalanmaya uğramadan sistemik dolaşıma geçer ve burada, kalbe dönmeden önce oksijenini bırakır. (B) Amfibilerde, solungaçlarda ve/ya da akciğerlerde oksijen alan kan, kalbe döner ve buradan sistemik dolaşıma pompalanır. Ventrikül bölünmemiş olduğundan, kalpte bir miktar pulmoner ve sistemik kan karışır. Burada kullanılan renkler, hayvanın su dışında olduğu durumu temsil etmektedir. Sürüngenlerin çoğunda (C), ventriküller kısmen bölünmüştür ve böylece daha az karışma olur. (D) Memelilerde ve kuşlarda kalbin iki yarısı etkin bir şekilde ayrılmıştır.

kaplumbağanın kalbi, vücuttan çıkartılsa dahi, uygun iyonik bileşime sahip bir çözelti içine konulmak koşuluyla, atmayı sürdürebilir. Fakat atımın başlaması ve atımın kendisi, kalbin intrinsik özellikleriyse de, atım hızı, istemsiz sinir sisteminin iki sinir kolundan gelen uyarımlarla düzenlenir. Bu kollardan biri kalp atım hızını arttırıcı, diğeri ise azaltıcı yönde etki eder (bakınız sayfa 1024-1025).

Kalp atımının başlamasını normalde sino-atriyal düğüm ya da ***S-A düğümü*** sağlar. Genellikle kalbin ritm yapıcısı (pacemaker) olarak adlandırılan bu yapı, sağ atriyum duvarında, anteriyor vena kavanın buraya boşaldığı noktanın yakınında yer alan küçük bir ***düğüm dokusu*** kütlesidir. Düğüm dokusu kalbe özgü olup, kasın kasılma özelliklerini taşır ve sinir gibi impuls iletebilir. İkinci bir düğüm dokusu kütlesi olan atriyo-ventriküler düğüm ya da ***A-V düğümü***, sağ atriyum ile



30.8 Kalbin elektriksel kontrolü
Kalbin ritm yapıcısı S-A düğümüdür. Bunun spontan hızı, beyinden gelen sinir impulsları tarafından arttırılır ya da azaltılır. S-A düğümünden her impuls çıkışında, iki atriyum boyunca bir sinyal yayılarak bir atım yaratır ve A-V düğümünü uyarır. Sinyal A-V düğümünden, kısa bir gecikmeden sonra, His demeti telleri boyunca hızla yayılarak, ventriküllerde bir atım yaratır.

sağ ventrikülün arasında yer alır. Bir düğüm dokusu teli demeti (His demeti) A-V düğümden çıkar ve iki ventrikülün duvarında dallar (***Purkinje fibreleri***) vererek, ventrikül kasının tüm bölgelerine yayılır (Şekil 30.8).

Düzenli aralıklarla, S-A düğümünden bir kasılma dalgası, atriyumların duvarları boyunca yayılır. Bu kasılma dalgası A-V düğümüne ulaşınca bu düğüm uyarılır ve impulslar, His demetinin telleri aracılığıyla ventriküllerin her tarafına hızla iletilir. Bu impulslar ventrikülleri uyararak, kasılmalarını sağlar.

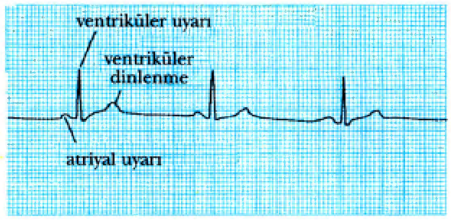
Kalp hızı - dakikadaki sistol (kasılma) sayısı - vücut büyüklüğü ile ters orantılıdır ve bu yüzden türden türe değişir. Örneğin Asya filinde normal hız dakikada 30 atım; küçük maskeli sorekste rapor edilen ortalama, dakikada 780 atım; dinlenme durumundaki normal bir insanda yaklaşık dakikada 70 atımdır; fakat fazla miktarda bireysel farklılıklar vardır.

Atım sırasında kalp çeşitli, tipik sesler çıkarır ve bunlar göğüs duvarına yerleştirilen bir steteskopla kolaylıkla duyulabilir. Önce, uzun, düşük şiddette bir ses oluşur. Bu ses, ventriküllerin kasılmasıyla, atriyumlar ile ventriküller arasındaki kapakçıkların kapanması sonucunda çıkar. Daha sonra, daha kısa ve daha yüksek tonda ve şiddette bir ses duyulur. Bunun nedeni de ventriküllerle bunlardan çıkan arterler arasındaki kapakçıkların kapanmasıdır. Bu seslerdeki değişiklikler, hekime kalbin hasarlı olduğunu belirtir. Normal bir kalp kapakçığı, arkasındaki basınç önündekinden yüksek olduğu zaman açılır. Örneğin atriyumlar kasılmaya başlayınca, içlerindeki kana basınç uygularlar ve bu basınç, ventriküllerdeki basınçtan büyük olduğu anda, triküspit ve biküspit kapakçıklar açılmaya zorlanır ve kan ventriküllerin içine akar. Atriyumlar gevşemeye başlayınca ve içlerindeki basınç ventriküllerdekinin aşağısına düşünce, kapakçıklar aniden kapanır. Buna benzer biçimde, ventriküller kasılıp içlerindeki basınç, bunlardan çıkan arterlerdeki basınçtan büyük olunca, semilunar kapakçıklar açılır ve kan arterlere itilir. Ventriküller gevşemeye başlayınca kapakçıklar kapanırlar ve arterlerdeki kanın ventriküllere geri dönmesini önlerler. Normal kalp sesleri, bütün bu kapakçıkların düzgün biçimde çalıştıklarının bir belirtisidir. Eğer bir kapakçık hasar görmüş ve tam olarak kapanmıyorsa kan hasarlı kapakçıktan geriye doğru sızar ve bu nedenle bir ıslık sesi ya da hırıltı duyulur. Bu duruma diyastolik kalp hırıltısı (murmur) adı verilir. Bazen hasarlı bir kapakçık, sistol sırasında kan akımını kısmen engeller. Bunun sonucunda meydana gelen ses (kan akımındaki turbulansa bağlı olarak), sistolik murmur olarak adlandırılır. Kalp murmurları ateşli romatizma ve diğer bazı hastalıkların yaygın sonucu olarak meydana gelir. Kapakçıktaki hasar ne kadar büyükse, kalbin çalışmasındaki verim de o kadar düşük olur ve kalp daha fazla zorlanır.

Kasılma süreci içerisinde, kalp kasında bir dizi elektriksel değişiklikler meydana gelir. Bu değişiklikler, deriye tutturulan elektrotlar aracılığıyla saptanabilir ve bir elektrokardiyograf ile grafiklenebilir (Şekil 30.9). Kalbin çalışmasındaki anormallikler, elde edilen elektrokardiyogramda değişikliklere yol açar.

Dinlenme durumundaki bir erişkin insanın kalbi, dakikada yaklaşık 5 litre kan pompalar. Bu, yaklaşık olarak vücuttaki toplam kan miktarına eşittir. Kuşkusuz bu, her bir kan damlasının, her dakikada

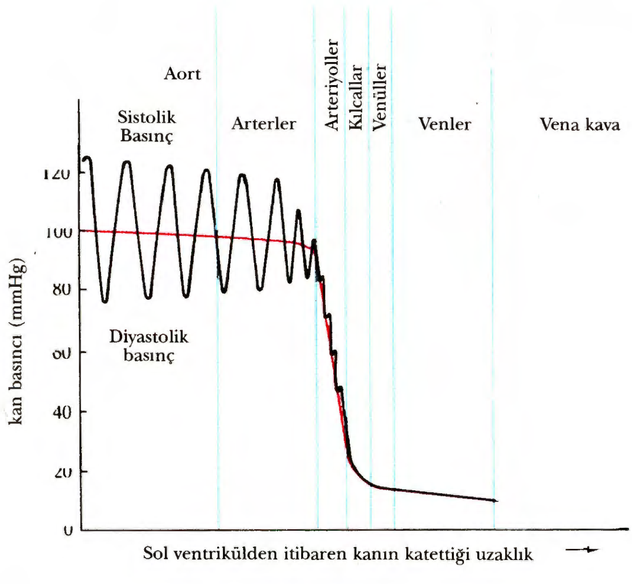
kalpten geçtiği anlamına gelmez. Boyun ve göğüs gibi daha kısa devrelerden birinde akan kan, kalbe daha çabuk dönecek ve bir dakika içinde birkaç döngü yapabilecektir. Buna karşın, bacaklar gibi vücudun daha uzak kısımlarına giden kanın, dinlenme durumundaki bir insanın kalbine geri dönmesi birkaç dakika alabilir. Egzersiz sırasında hem kasılma hızı hem de her atımda pompalanan kan miktarı (atım hacmi) büyük ölçüde artar. Artan kalp hızı, büyüyen atım hacmiyle birlikte, kalp debisini (dakikada pompalanan toplam kan miktarı), dinlenme düzeyinin dört ila yedi katına kadar çıkartabilir. Bu koşullar altında belirli bir kan damlası, bir dakika içinde kalpten birçok kez geçebilir.



30.9. Bir elektrokardiyogram
Dinlenme durumunda ve egzersizde, çeşitli koşular altında, kalbin elektriksel aktivitesi kaydedilerek elde edilen elektrokardiyogramlar, bazen potansiyel kalp sorunlarıyla ilgili önemli bilgiler sağlarlar. Bu normal EKG'deki olayların düzgün sırasına, gücüne ve aralıklarına dikkat edin. Atriyumların gevşemesi, genellikle ventriküllerin kasılması sırasında meydana geldiğinden, kayıtta görünmemektedir.

Kan basıncı ve akım hızı Sol ventrikül kasılınca, kanı, yüksek basınç altında aort içine iter ve kan, arterler içinde ilerler. Arterlerin duvarı esnektir ve bu nabız dalgası bunları gerer. Kalp dönüsününün gevşeme fazı olan diyastol sırasında, kalp, arterlerdeki kan üzerine basınç uygulamamaktadır ve bunların içindeki basınç düşer; fakat daha önce gerilmiş olan arter duvarının esnek olarak büzülmesi, kan üzerinde bir miktar basıncın korunmasını sağlar. Böylece, büyük arterlerde düzenli bir basınç döngüsü oluşur; sistol sırasında en yüksek noktasına ulaşır ve diyastol sırasında en düşük noktasına iner.

İnsanlarda, sistemik dolaşımdaki arteriyel kan basıncı, genelllikle üst koldan ölçülür. Dinlenme durumundaki genç ve erişkin erkeklerde, 120 mmHg civarındaki sistolik, 80 mmHg civarındaki diyastolik değerler normal sayılır. Ancak, bu değerler sadece üst kol içindir. Alt kol, bacak ya da vücudun her hangi bir başka kısmındaki değerler aynı olmayacaktır. Kan, kalpten uzaklaştıkça kan basıncı da buna bağlı olarak düşer. Aortun kalbe yakın kısmında en yüksek değerinde olan basınç, aortun daha uzak kısımlarında ve dallarında hızla düşer. Bu düşüş, arteriyollerde ve kılcallarda daha da anidir. Basınçtaki azalma, daha yavaş olmakla birlikte, venlerde de sürer ve kalbe en yakın venlerde en düşük değere ulaşır (Şekil 30.10). Dolaşım boyunca basınçtaki düşmenin nedeni, akan kan ile damar duvarları arasındaki sür-



30.10 İnsan dolaşım sisteminin farklı kısımlarındaki kan basıncının grafiği
Kırmızı eğri ortalama basınç değerlerini gösterir. Siyah eğriyle gösterilen, arterlerdeki sistolik ve diyastolik basınçlar arasında, önemli ölçüde dalgalanmalar vardır. Bu dalgalanma, arteriyollerde azalır, kılcallar ve venlerde hiç görülmez; çünkü damarların esnekliği bu dalgalanmaları söndürür. Basınçtaki en hızlı düşüş, arteriyollerde ve kılcallardadır.

Ek Okuma

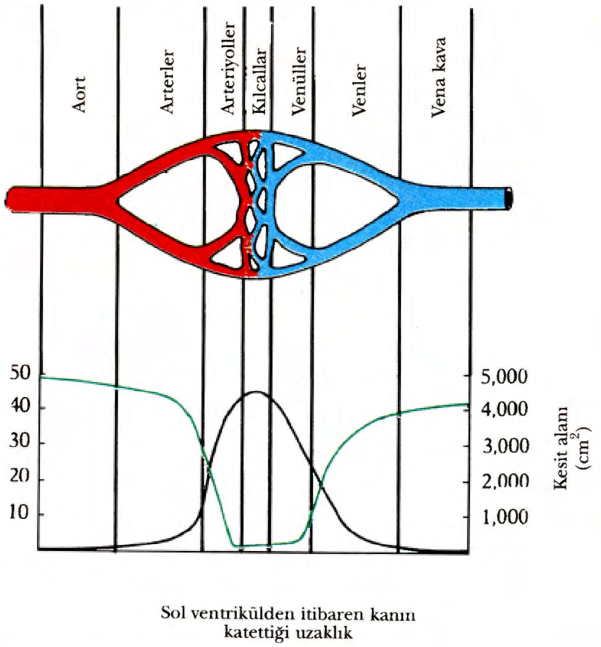
KAN BASINCININ ÖLÇÜLMESİ

Hem sistolik hem de diyastolik basınçlar hekim için önemli teşhis işaretleridir. Normal olarak, bu basınçlar, kol arterinde, bir sfingmomanometre (Yunanca'da *sphygmos* "nabız" demektir) yardımıyla ölçülür. Bu aletin bir lastik manşeti vardır. Bu manşet, üst kola sarılır ve arterdeki kan akımı durana kadar, içine hava pompalanarak uyguladığı basınç artırılır. Manşete eklenen bir dereceli civa kolonu, manşetin kola uyguladığı basıncı gösterir. Daha sonra, bir steteskobun ucu, manşetin hemen altında arterin üzerine yerleştirilir ve manşetteki hava yavaş yavaş bırakılarak kol üzerindeki basınç düşürülür. Manşetin basıncı arterdeki maksimum sistolik basınçtan biraz düşük bir değere düşünce, kalbin her atımında bir miktar kan arterden ileri doğru fışkırır ve bu da steteskopla duyulabilen titreşimler oluşturur. Bu sesin ilk defa duyulmasından hemen önce, civa kolonunda görülen değer, sistolik basınç olarak kabul edilir. Manşetteki basınç giderek bu değerin altına düştükçe her sistolde arterden giderek daha fazla miktarda geçen kanın oluşturduğu ses de giderek artar. Sonunda, manşetteki basınç, diyastol sırasında arterdeki basıncın hemen üzerindeki bir değere düşer ve bu noktada ses kaybolur; şimdi artık arterdeki kan akımı süreklidir. Bu noktada civa kolonunda görülen değer, diyastolik basınçtır. Sistolik ve diyastolik basınçlar genellikle birlikte ve kesme işaretiyle ayrılmış halinde -örneğin 120/80- yazılır.

---

ki sürtünmedir. Eğer kan, akışını sürdürecekse, böyle bir basınç farkı gereklidir; zira bir sıvı ancak bir yüksek basınç noktasından bir alçak basınç noktasına doğru akar. Şimdi, ilkel omurgalı kalbindeki sorunu daha net görebiliriz. Bir balığın solungaçlarında, Şekil 30.10'da gösterildiği gibi, kılcallar boyunca aşırı bir basınç düşüşü olur. Bunun yanında, vücut dokularında aşılması gereken bir başka yüksek dirençli kılcal damar ağı tabakası vardır. Böyle bir sistemin çalışması için kalp oldukça güçlü olmalı ve kılcal damarlar da nispeten geniş olmalı (daha az direnç göstermeleri için) ve bu nedenle de gazların, besinlerin ve atıkların değiş-tokuşu için daha az verimli bir yapıya razı olmalıdırlar. Hareket eden suyla doğrudan temas, solungaçlarda kılcal damar çapındaki artışı karşılarsa da, sistemik dolaşımdaki sorun metabolik aktiviteye bir üst sınır getirir.

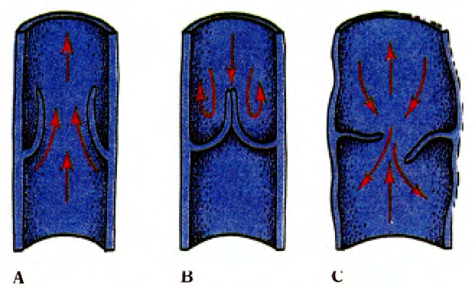
İnsanda kan akımının izlediği yol boyunca, çeşitli başka değişiklikler meydana gelir. Önce, kalp ile olan uzaklık arttıkça, sistolik ve diyastolik basınçlar arasındaki fark azalır; çünkü arter duvarlarının esnekliği kan basıncındaki dalgalanmaları söndürür. Bu, arterlerdeki döngüsel, darbeli akım karakteristiklerinin, kan, kılcallara ve venlere gelince, yerini sabit hızda bir akıma bırakacağı anlamına gelir. İkincisi, akım hızı; kan, dallanan arterlerde ve arteriyollerde akarken düşme eğilimi gösterir; hız kılcallarda en düşük düzeydedir ve venüllerde ve venlerde tekrar yükselir. Akım hızındaki bu değişiklikler, damar sisteminin toplam kesit alanındaki değişikliklerden kaynaklanır. Doğrusal akım hızı, kesit alanıyla ters orantılıdır. Diğer bir ifadeyle,



30.11 Bir sistemik dolaşım yolunun çeşitli kısımlarında kan akım hızında görülen değişiklikler
Renkli eğrilerin gösterdiği gibi, kan, toplam kesit alanının (siyah eğri) büyüdüğü kısım olan arteriyollerden geçerken, hız aniden düşer. Hız, kılcallarda ve venüllerde düşük kalır; fakat venlerde, toplam kesit alanı küçülünce, yeniden yükselir.

eğer bir sıvı, bazı yerleri diğerlerinden daha küçük kesit alanına sahip bir boru içinde akıyorsa, küçük kesit alanına sahip bölgelerde daha hızlı, büyük kesit alanına sahip olan bölgelerde ise daha yavaş akacaktır. Aynı kural, boru, birçok kola ayrılırsa da geçerlidir; kesit alanı -herhangi bir bölgedeki tüm kolların toplam kesit alanı- ne kadar büyükse akım hızı o kadar yavaştır. Arterler arteriyollere ve arteriyoller de kılcallara dallandıkça, toplam kesit alanı büyür ve akım hızı düşer. Kılcallar birleşip venülleri, bunlar da birleşip venleri oluşturdukça, toplam kesit alanı yeniden küçülür ve akım hızı artar (Şekil 30.11).

Kan venlere ulaştığında hidrostatik basınç o kadar düşüktür ki, kanı hareket ettirmek için, kalbin atımından doğan basınçtan başka bir takım mekanizmaların bulunması gerekir. Venlerin duvarı arterlerdekilerle aynı üç tabakayı içerir; fakat kas tabakası çok daha az gelişmiş olduğundan ve daha fazla bağ doku bulunduğundan, bu duvarlar kolaylıkla içeri göçebilir. Vücut hareket ettikçe, çevredeki kaslar kasılır ve venler üzerine basınç uygularlar. Böylece venlerin duvarı sıkışır ve içlerindeki sıvı ileri doğru itilir. Sıvı sadece kalbe doğru hareket edebilir, çünkü venlerdeki tek yönlü kapakçıklar, sıvının geldiği yere geri dönmesine engel olurlar (Şekil 30.12). Eğer uzun bir süre ayakta hareketsiz durursanız, ayaklarınız şişmeye başlar ve bir yorgunluk hissedersiniz. Bunun nedeni, bacaklarınızdaki kas hareketinin vücut sıvılarını yerçekiminin aksi yönde itemeyecek kadar yetersiz olmasıdır. Eğer ayakta dururken ayaklarınızı ve bacaklarınızı hareket ettirebilir ya da bacak kaslarınızı düzenli olarak kasıp gevşetirseniz, bu rahatsız edici belirtiler o kadar da belirgin olmaz. Benzer olarak, kanın alt ekstremitelerde toplanmasını önlemek için, mo-



30.12 Venlerdeki kapakçıklar
(A) Kan kalbe doğru akarken kapakçıkları açılmaya zorlar ve aralarından geçer. (B) Basınç azalıp, kan, yerçekimi tarafından çekilince, kapakçıklar otomatik olarak birer emniyet valfı gibi iş görürler ve kapanarak geriye doğru akışı önlerler. (C) Hasarlı kapakçıklar, bu geri akışı önleyemezler. Bunun sonucu, özellikle bacaklarda yaygın olarak görülen varisli venlerdir.

Ek Okuma

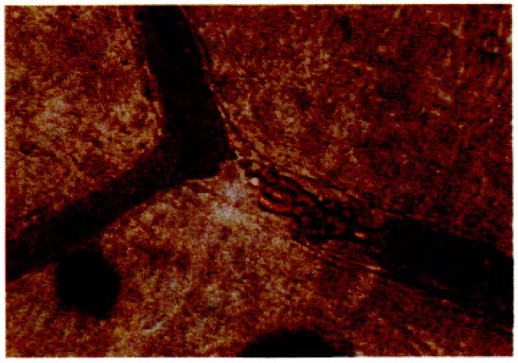
İNSANLARDA TROMBOEMBOLİK VE HİPERTANSİF HASTALIK

Trombozis, bir kan damarında bir katı kütlenin ya da kan bileşenlerinden oluşan bir tıkacın meydana gelmesidir. Bu kütle ya da ***trombus***, içinde oluştuğu damarı tıkayabilir (tamamen ya da kısmen) (Bakınız Şekil A) ya da bulunduğu yerden ayrılıp dolaşım sistemindeki başka bir yere taşınabilir. Bu durumda buna ***embolus*** adı verilir. Tramboembolizm, batı toplumlarında ciddi hastalıkların ve ölümün önde gelen nedenleri arasındadır.

Birçok faktör, bir insanda trombus oluşma eğilimini meydana getirebilir. Bunlar arasında bir kan damarının yüzeyinin irrite ya da enfekte olması ya da hastalık nedeniyle ya da sadece uzun süreli hareketsizlik sonucunda damarda kan akım hızının düşmesi sayılabilir. Örneğin tromboflebit olarak bilinen ve bir vende, özellikle bir bacak veninde bir trombus oluşması demek olan durum, özellikle, ameliyat sonrası yatakta uzun süre hareketsiz kalan hastalarda yaygındır. Aynı zamanda, bacak kasları pompalama işlevini büyük ölçüde kaybetmiş olan yaşlılarda yaygın olarak görülür. Trombus genellikle bir yangı reaksiyonuna ve ağrıya yol açar.

Oluştuğu yerden ayrılıp kan dolaşımına bir embolus halinde katılan bir trombus çok tehlikelidir. Çünkü akciğer, kalp ya da beyin gibi hayati bir organın kan damarına yerleşip bunu tıkayabilir ve organın kan almasını engeller. Böyle emboluslar (emboli) genellikle akciğerlerde yerleşirler (pulmoner embolizm) ve akciğer dokusunun bir kısmının ölümüne (nekroz) yol açarlar.

Ya bir embolus ya da lokal olarak oluşan bir



A Küçük bir kan damarındaki bir trombus
Trombus (düğüm olmuş kırmızı kütle) damarın dallanma bölgesine yakın bir noktada kan akımını engellemiştir. Kan, trombusun sol ucunda çekilmiş ve sağ ucunda da çekilmeye başlamıştır.

trombus beyindeki bir damarı tıkarsa ve oksijen yetmezliği nedeniyle civardaki sinir dokusunun nekrozuna yol açarsa bu duruma ***inme*** ya da ***serebral infarksiyon*** adı verilir. İnmenin belirtileri, hasar gören beyin bölgesine göre değişir. Bazen vücudun bir kısmında kas kontrolünün kaybı, bazen duyu kaybı ve daha sıklıkla ifade zorluğu (ekspresif disfazi) ya da anlama zorluğu (reseptif disfazi) ya da ikisinin birlikte olduğu dil yeteneği kaybı görülür.

Dolaşım sisteminin yapısı, küçük emboluslardan sık sık zarar görülmesini önlemede yardımcı olur. Vücut kısımlarının çoğuna iki ya da daha fazla arteriyolden çıkan kılcallar ulaşır -bu strateji kollateral dolaşım olarak bilinir. Böylece, bir embolusun zarar verebilmesi için ya nispeten geniş ve henüz dallanmamış bir kan damarını tıkayacak kadar büyük olması gerekir ya da ayrı ayrı küçük

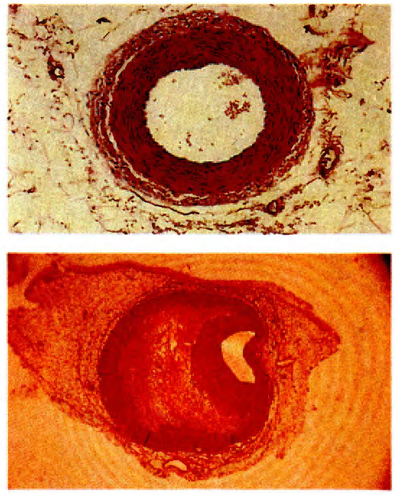
dern tıp, hastanelerdeki yatan hastaların bir an önce, genellikle ameliyattan bir ya da iki gün sonra yürümeye başlamasını ister. Böyle bir kan toplanması, bir bacak veninde bir pıhtı oluşmasına (tromboflebit)- yatalak hastalarda çok yaygın olan potansiyel bir ölümcül durum- yol açabilir.

Solunum sırasındaki göğüs hareketleri de kanın venler içinde ilerlemesine yardımcı olur. Nefes alma sırasında göğüs kafesi genişleyince, göğüs boşluğundaki basınç düşer. Böylece, göğüs boşluğu ile

embolusların dalların her birini teker teker tıkamaları gerekir. Yine de vücudun bazı bölgelerinde etkili bir kollateral dolaşım yoktur. Bunlar arasında retina ve maalesef kalp de vardır.

Kalpte bir damarın embolus (ya da lokal olarak oluşmuş bir trombus) tarafından tıkanması, kalp kasının bir kısmının nekrozuna yol açar. Bu durum, yaygın adıyla kalp krizi (daha teknik bir terimle ***miyokard infarktüsü***) olarak bilinir. Bir kalp krizinden sonra ilk birkaç saat içinde görülen ölümlerin büyük bir yüzdesi, kalbin kontrol sistemlerinin bozulması ve buna bağlı aritmiler, özellikle ventrikül fibrilasyonu sonucunda meydana gelir.

Serebral ya da miyokard infarktüsü vakalarının büyük çoğunluğunda hastalarda zaten ***atheroskleroz*** mevcuttur. Bu, arterlerde yağ birikmesi ve bunların duvarının kalınlaşması sonucunda lumenin daralması durumudur (Şekil B). Hem bu daralma hem de bunun sonucunda azalan kan akımı, embolusun damarlarda yerleşmesini kolaylaştırır. Gerçekten de, tamamen ya da kısmen atherosklerozun neden olduğu koşullar, Birleşik Devletler'deki ölüm nedenlerinin başında gelir. Bunlar, sonraki iki neden olan kanser ve kazaların toplamından daha fazla sayıda ölümden sorumludurlar. Tıp otoriteleri, atherosklerozu önlemede en iyi yolun, dietteki kolesterol ve doymuş yağ miktarını en azda tutmak olduğu konusunda hemen hemen fikir birliği içindedirler. En güvenilir risk işareti, dolaşımdaki LDL -Bölüm 4'de tartışılan kolesterol taşıyıcı kompleks- derişimidir. Daha az yaygın bir kolesterol kompleksi olan yüksek yoğunluklu lipoproteinin (HDL), kolesterol depolarının uzaklaştırılmasında yardımcı olması ilginçtir.



B Atheroskleroz
Üst: Normal arter. Alt: Duvarından biriken yağlarla tıkanmış bir arter.

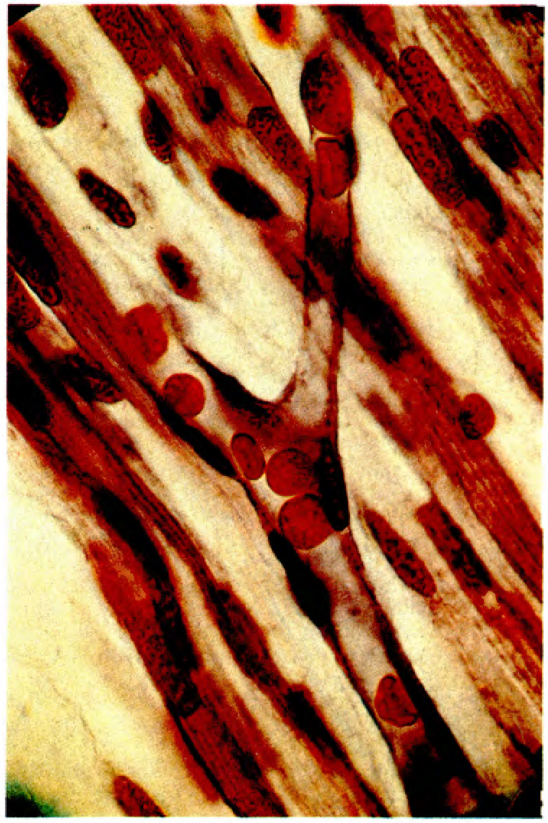
Bir insanı kalp krizine hazırlayan tek önemli neden atheroskleroz değildir. Diğer bir yaygın neden, arter duvarlarının uzun süreli yüksek kan basıncına (hipertansiyon) bağlı olarak hasar görmesidir. Hipertansiyon, aynı zamanda kalp kasının zayıflamasına (üzerine binen sürekli yük nedeniyle kalınlaşmış durumdadır) ve kalbin pompalama veriminde azalmaya yol açabilir. Bu yüzden kan kalpte ve akciğerlerde birikip kongestif kalp yetmezliği adı verilen ölümcül bir koşul oluşturabilir.

vücudun diğer bölgeleri arasında bir basınç gradiyenti oluşur ve kan göğüs boşluğundaki büyük damarlar ve kalp içine çekilir. Buna ek olarak, diyastol sırasında ventriküller de bir dereceye kadar emme uygularlar.

KILCALLARIN İŞLEVİ

Kılcalların sayısı o kadar yüksektir ki, her dokunun tüm bölgelerine ulaşırlar; hiçbir hücre en az bir kılcaldan uzakta değildir. Kas dokusunun bir santimetrekarelik kesitinde, 60.000 kadar kılcal damar bu-





30.13 Kan damarları ve kılcallar
Sol: Canlı bir kurbağanın ayağındaki damar ağında bulunan damarlar tekrar tekrar dallanırlar. En küçük kılcallar (burada çok ince ve soluk kırmızı çizgiler halinde görülmekteler), tüm hücrelere ulaşırlar. Sağ: Bir insan kılcalının bu uzunlamasına kesitinde, tek sıra halinde hareket etmekte olan eritrositler görülmektedir.

lunduğu tahmin edilir. Kılcalların çapı çok küçüktür. Nadiren, içlerinden geçmek zorunda olan kan korpüsküllerindekinden büyüktür (Şekil 30.13). Çok sayıda dallanma ve her bir kılcalın çapının küçük oluşu, birçok yönden işlevsel olarak önemlidir. Sadece dokuların tüm kısımlarının kılcallarla donatılacağını garanti etmekle kalmayıp, aynı zamanda değiş-tokuş işlemi için çok büyük bir kılcal yüzey alanı oluştururlar. Her santimetreküp kanın, bir kılcal yumağından her geçişi sırasında, yaklaşık bir metrekare kılcal yüzeyiyle temas ettiği tahmin edilir. Daha önce gördüğümüz gibi, dallanma da sistemin toplam yüzey alanını genişletir ve böylece kanın kılcallarda arter ve venlere göre daha yavaş akmasını sağlar (Şekil 30.11). Bu yavaş akım, değiş-tokuş işlemi için daha uzun bir süre bırakır. Bunun da ötesinde, kılcalların çok küçük olan iç çapı, kan akımına karşı sürtünmeye bağlı yüksek bir direnç oluşturur. Bunun sonucunda kılcal ağda oluşan önemli kan basıncı düşüşü, değiş-tokuş işleminde önemli bir rol oynar.

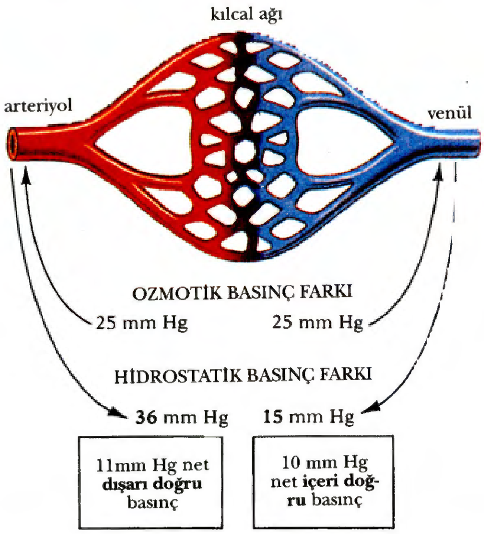




30.14 Kılcal kesitinin elektron mikroskop fotoğrafı Sol: İki endotel hücresi (kesit, bunlardan birinin büyük çekirdeğini gösteriyor) kılcalın duvarını oluşturuyor. Hücrelerin arasındaki her iki bağlantı bölgesindeki açıklıklara ve sitoplazmadaki çok sayıda pinositik veziküllere (oklar) dikkat edin. Bu veziküller, maddeleri kılcalın dışından, hücreyi kat ederek kılcalın lümenine kadar taşıyabilirler. Ya da bu yolun tersini de katedebilirler. Sağ: Bir kılcal duvarının büyütülmüş görüntüsü. İki endotel hücresinin birleştiği yerdeki açıklık (ok) ve alttaki hücrenin dışa bakan tarafına açılan çok sayıdaki pinositotik vezikül görülmektedir.

Kılcallar içindeki kan ile kılcalların dışındaki doku sıvıları arasındaki madde değiş-tokuşu en az üç yolla meydana gelir: (1) Maddeler tamamen kılcalın duvarını oluşturan endotel hücresinin zarından difüzyonla geçebilirler. Hücrenin sitoplazmasını katedip diğer yüzeyine ulaşırlar ve bu yüzeydeki hücre zarını geçip dışarı çıkarlar. (2) Kılcallardaki endotel hücrelerinde bulunan çok sayıdaki veziküller, maddeleri hücrenin bir tarafından endositozla alıp hücreyi katederler ve diğer tarafta bunları egzositozla dışarı verirler (Şekil 30.14). (3) Vücudun birçok bölgesindeki (merkezi sinir sistemi hariç) kılcalların komşu endotel hücreleri arasındaki boşluklar, suyun ve birçok çözünmüş maddenin; fakat proteinlerin değil, süzülmesine olanak verecek kadar geniştir (Şekil 30.14).

Üçüncü mekanizma insanlarda yer aldığı için bunu daha ayrıntılı olarak inceleyeceğiz. Bir temsili kılcal ağının arteriyol ucundaki hidrositatik kan basıncı, kılcalların dışındaki doku sıvısının hidrostatik basıncından, ortalama olarak 36 mm Hg yüksektir (Şekil 30.15).



30.15 Kılcal duvarlarından madde süzülmesinde rolü olan güçlerin diyagramı
Kılcallardaki kan, çevredeki doku sıvısına göre daha yüksek bir hidrostatik ve ozmotik basınca sahiptir. Hisdrostatik basınç farkı, suyu ve çözünmüş maddeleri kılcallardan dışarı, doku sıvısına doğru iter. Ozmotik basınç farkı ise zıt yönde bir etkiye sahip olup, kılcalların doku sıvısından su ve çözünmüş madde almalarına yol açar. Tipik bir kılcal damar ağının arteriyol ucunda, 36 mm Hg'lık hidrositatik basınç farkı, 25 mm Hg'lık ozmotik basınç farkından büyüktür ve aradaki 11 mm Hg, maddelerin dışarı çıkmasını sağlar. Venül ucunda, 25 mm Hg'da kalan ozmotik basınç farkı, 15 mm Hg'ya düşmüş olan hidrostatik basınç farkından büyüktür. Burada 10 mm Hg'lık fark, maddelerin doku sıvısından alınmasını sağlar.

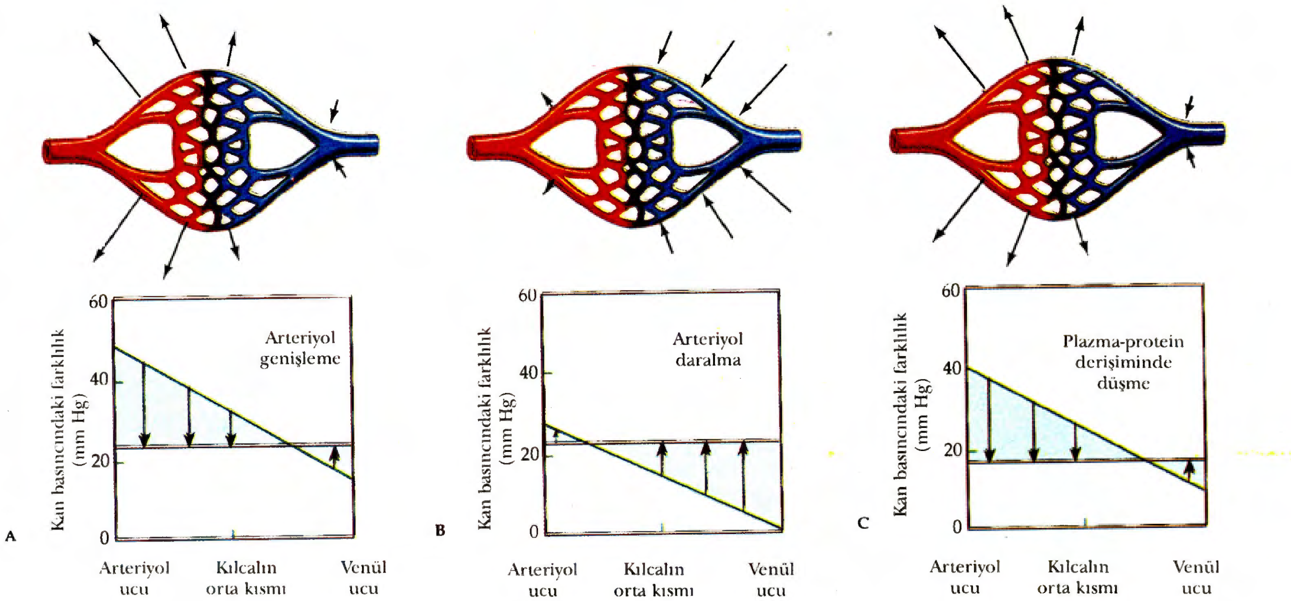
Bu basınç farkı, kan kılcal yatağının venül ucuna erişinceye kadar 15'e düşer. Hidrositatik kan basıncı, maddeleri kılcalların dışına, çevredeki doku sıvısının içine itme eğilimindedir. Eğer bu tek güç olsaydı, kandan süzülme yoluyla sürekli bir su ve suyun kılcalların duvarındaki açıklıklardan geçerken birlikte taşıyacağı çözünmüş madde kaybı meydana gelirdi. Hallbuki normalde kılcallardan nispeten az bir net su kaybı meydana gelir. Bu da açıkca gösteriyor ki, hidrostatik güce karşı koyan başka bir güç olmalıdır.

Bu diğer güç, kan ile doku sıvısının ozmotik derişimleri arasındaki farktan kaynaklanır. Memelilerin kanı, nispeten yüksek derişimde proteinleri içerir ve bu büyük moleküller kılcalların duvarından kolaylıkla geçemezler. Aynı tipte protein doku sıvılarında da bulunurlar; fakat çok daha düşük derişimde. Kılcal duvarının iki tarafı arasındaki protein derişimi farkı nedeniyle, kan ve doku sıvıları farklı ozmotik basınçlara sahiptirler. Normal olarak, kanın ozmotik basıncı doku sıvısınınkinden yaklaşık 25 mm Hg daha yüksektir. Bunun bir sonucu olarak, su, ozmoz yoluyla, doku sıvısından kılcalların içine doğru hareket etme eğilimindedir.

Bu durumda, öyle bir sisteme sahibiz ki, kalp tarafından oluşturulan hidrositatik basınç, suyu, kılcalların dışına doğru iterken, protein derişimlerindeki farkı yansıtan ozmotik basınç, suyun kılcallara girmesi yönünde etki eder. Doğal olarak, suyun net hareketi, bu iki zıt gücün nisbi büyüklükleri tarafından belirlenir. Temsili kılcal ağımızın arteriyol ucundaki hidrostatik basınç farkı 36 ve ozmotik basınç farkı 25'di (Şekil 30.15). Bunlardan birini diğerinden çıkartırsak, suyu, kılcalların dışına doğru iten 11 değerinde net bir basınç buluruz. Kılcal yatağının venül ucunda, hidrositatik basınç farkı 15'e düşerken, ozmotik basınç farkı büyük ölçüde değişmez[1]. Dolayısıyla, şimdi, suyu kılcalların içine doğru iten en az 10 değerinde net bir basınç vardır. Özetle, hidrostatik kan basıncı ile ozmotiki basınç arasında öyle bir denge vardır ki, su, arteriyol ucunda kılcalların dışına itilirken venül ucunda içeri çekilir. Tanımladığımız gibi bir kılcal ağındaki net etki, arteriyol uçta, kılcalların dışına süzülen suyun hemen hemen tamamı (yaklaşık yüzde 99'u), venül ucunda geri emilir. Su, beraberinde birçok çözünmüş maddenin moleküllerini de taşıdığından, kılcallardaki kanın önce arteriyol uçta maddeleri dokulara boşalttığını ve daha sonra venül ucunda taşınacak maddeleri geri aldığını söyleyebiliriz. Bu işlemde normal olarak kandan sadece az miktarda net su kaybı olur.

Kılcallarda, hidrositatik ve ozmotik basınçlar arasındaki denge çok hassastır. Kan ile doku sıvısı arasındaki madde değiş-tokuşunda böyle önemli bir rol oynadığından, bozulması, organizmanın durumunda önemli etkiler yaratabilir. Örneğin bir kılcalda kan basıncındaki bir artış, kandan sıvı kaybına yol açarken, kan basıncındaki azalma, tersi bir etki yaratacaktır (Şekil 30.16A-B). Kan basıncındaki bu değişiklikler, çeşitli faktörlerden biri ya da daha fazlası tarafından

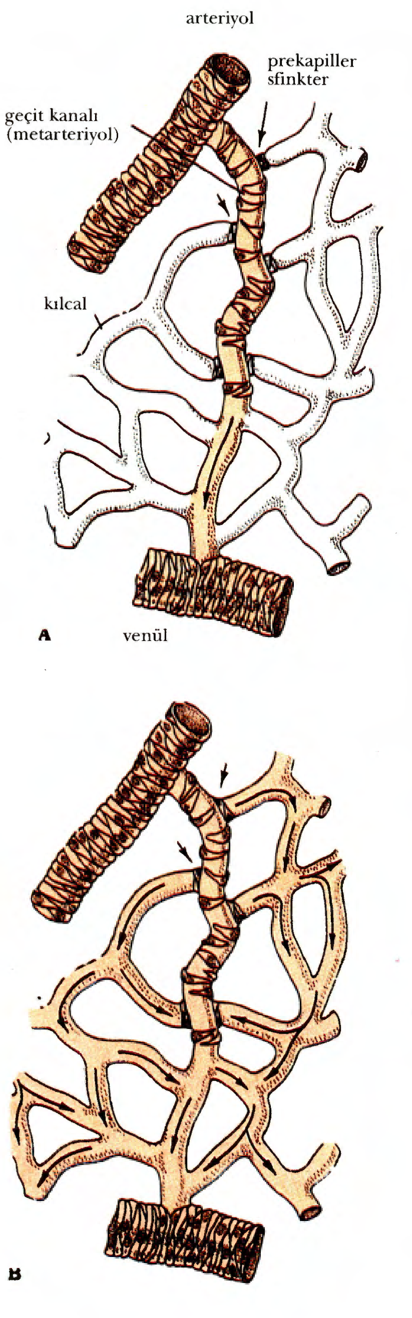
[1] Kuşkusuz, kandan su kaybı, kandaki protein derişimini hafifçe artırır ve buna uygun olarak da ozmotik basıncı yükseltir. Fakat bu değişiklik nispeten azdır ve bizim buradaki amacımız için ihmal edilebilir.



meydana getirilebilir. Örneğin kalp hareketlerinin hızında ya da gücündeki değişiklikler, toplam kan hacminin artması ya da azalması, arterlerin duvarının enekliğindeki değişiklikler ya da arteriyollerin ve kılcal sfinkterlerinin gevşemesinde ya da kasılmasındaki artış bu faktörlerdendir.

En son değinilen faktör -kılcal sfinkterlerinin gevşeme ya da kasılma derecesi- belirli bir zamanda herhangi bir dokuya girecek kan miktarının belirlenmesinde de önemlidir. Kan, normalde, hiçbir zaman aynı anda vücudun tüm kılcallarında dolaşamaz; bunun için yeterli kan hacmi yoktur. Bu yüzden, travma sonucunda vücut, kanı yeniden dağıtmaya kalkışınca, kan basıncı önemli ölçüde düşer ve şok oluşur. Dolayısıyla, dolaşım seçicidir ve kan tercihen vücudun en fazla gereksinim duyulan bölgelerine yönlendirilir. Bu seçicilik, her kılcalın girişinde bulunan bir sfinkter kas halkasının kasılarak kapanmasıyla sağlanır. Örneğin dinlenme durumundaki bir kasta sadece belirli bazı kılcallar -bu yüzden geçit kanalları ya da metarteriyoller olarak adlandırılırlar- genellikle açıktırlar; fakat kas aktif duruma geçip oksijen ve besin gereksinimi artınca, kasta bulunan çok sayıda prekapiller sfinkter açılır. Böylece, kan, daha önce kullanımda olma-

30.16 Kılcallarda kan basıncı ile ozmotik basınç arasındaki dengeyi değiştiren koşullar
(A) Arteriyoller genişleyip kılcal damar ağına daha fazla kan girince, kılcalın arteriyol ucundaki hidrostatik basınç farkı (kanın ve çevre dokuya ait sıvının hidrositatik basınçları arasındaki fark -burada çapraz çizgiyle temsil edilmiştir-) ozmotik basınç farkından (yatay çizgi) daha büyük olur. Bu yüzden, suyun kılcal dışına çıkışı (soldaki renkli alan), venül ucundaki geri emilmeden (sağdaki renkli alan) çok daha fazladır. (B) Arteriyoller daralıp kılcal damar ağına az kan girince, kılcaldaki hidrostatik kan basıncı düşer. Böylece suyun kana geri emilmesi, dışarıya olan süzülmeden daha fazla olur. (C) Plazma protein derişimi düşükse kanın ozmotik basıncı düşer (burada farkı -yatay çizgi- 20 mm Hg'nın altına düşürüyor). Böylece denge, suyun dışarı süzülmesi lehine değişir.



30.17 Bir kılcal damar ağının damarları
Prekapiller sfinkterler kapanınca (A), kan sadece, geçit kanalları olarak bilinen kılcallardan akar. Sfinkterler açılınca (B) kan tüm kılcallardan akar.

yan kılcallardan geçmeye başlar ve bölgesel kan akımı büyük ölçüde artar (Şekil 30.17). Benzer biçimde, bir yemekten sonra bağırsak duvarındaki kılcallar içindeki akım büyük ölçüde artar ve kanın büyük kısmı, sindirim ürünlerinin absorbe edilmekte olduğu bu bölgeye yönlendirilir. Deri kılcallarındaki akımın artması, yüz kızarmasında olduğu gibi, genellikle deriye kırmızımsı bir renk kazandırırken aynı kılcalları kontrol eden sfinkterlerin kasılması, derinin soluklaşıp beyazımsı bir görüntü almasına yol açar. Vücuttan en çok ısı kaybı, derinin yüzeysel kılcallarındaki kandan olur (Şekil 30.18). Daha sonra göreceğimiz gibi, bu kılcallardaki kan miktarındaki değişiklikler, ısı kaybının düzenlenmesi bakımından önemli bir faktördür.

Vücudun kaslar, bağırsak ve deri gibi dokularındaki kılcalların büyük bir kısmının aynı anda açılmasının, her hangi bir kılcaldaki kan basıncını düşüreceği gayet açıktır. Çünkü aynı miktardaki kan şimdi daha büyük bir toplam alana dağılacaktır. Eğer, daha önce belirttiğimiz gibi, tüm kılcallar aynı zamanda tamamen açık olsalardı, vücuttaki tüm kanı kolaylıkla tutacaklardı ve arteriyel kan basıncı sıfıra ya da daha aşağı düşecekti. Kan basıncı, vazodilatasyon (damarların aşırı genişlemesi; vasküler şok olarak bilinen bir duruma yol açar) nedeniyle ya da kanama yoluyla kan kaybı nedeniyle düşünce, sonuçta kılcallar tarafından doku sıvısı absorpsiyonunda meydana gelen artış, toplam kan hacmini arttırır (toplam kan hücresi sayısını arttırmasa da) ve kısmen de olsa kaybı karşılamaya çalışır. Böyle zamanlarda, dolaşımdaki kan miktarı, daha önce ***dalakta*** depo edilmiş olan yedek kanla da arttırılır. Bu organ, içinden geçen kılcallara bağlı olan büyük boşluklarda kan depolar. Dalağın duvarlarındaki düz kasların kasılması, bu kanın genel dolaşıma geçmesini sağlar. Bölüm 33'de göreceğimiz gibi, bir dizi hormon kan basıncının düzenlenmesine yardımcı olur.

Kandaki ve doku sıvısındaki proteinlerin nisbi derişimlerinde meydana gelen değişiklikler de kılcallarda etkili güçler arasındaki dengeyi önemli ölçüde değiştirebilir (Şekil 30.16C). Bir hayvanın bacağına giden kandaki protein derişiminin yapay olarak düzenlendiği deneyler göstermiştir ki kandaki protein derişimini yükseltmek kandan sıvı kaybını azaltmakta ve doku sıvısının absorpsiyonunu arttırmaktadır. Bunun tersine, kandaki protein derişimini azaltmak kandan sıvı kaybını arttırmakta ve dokulardan sıvı geri emilmesini azaltmaktadır. Bunun sonucu, dokularda anormal miktarda sıvı birikmesi ve dokunun şişmesidir. Bu durum, ödem olarak bilinir.

LENFATİK SİSTEM

Eğer kılcalları arteriyol ucundan terkeden suyun yaklaşık yüzde 99'u venül ucunda geri emiliyorsa, geri kalan yüzde 1 ne olmaktadır? Bu sıvı, kana, kan kılcallarına doğrudan geri emilme dışında bir yolla geri dönebilir mi? Cevap evettir. Bölüm 15'de gördüğümüz gibi, omurgalılar, maddeleri dokulardan kana geri döndüren özel bir lenf damarları sistemine sahiptirler. Kan kılcalları gibi, vücudun büyük bir kısmına yayılmış olan lenf kılcallarının bir ucu kapalıdır. Bunların duvarları da, kan kılcallarında olduğu gibi tek tabakalı endotelyumdan oluşur. Doku sıvısı lenf kılcallarına geçer (bu noktada artık ***lenf*** olarak adlandırılır) ve kılcallarda yavaşça akarak küçük lenf venlerine iletilir. Bu venler birleşip giderek genişleyen venleri oluşturur-

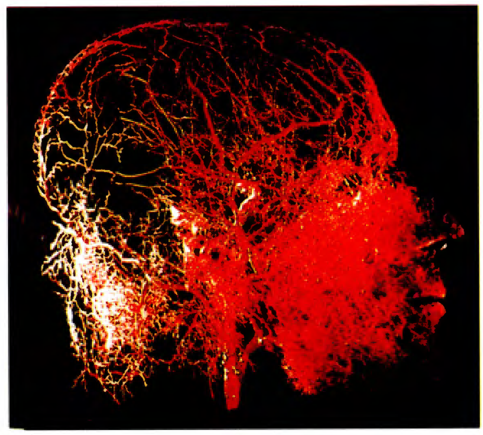
lar. En sonunda, iki çok büyük lenf kanalı, göğüs kafesinin üst kısmında, kalbin yakınında kan dolaşımı sisteminin venlerine açılırlar. Lenf arterleri mevcut değildir.

Her ne kadar lenf kılcallarının duvarları kan kılcallarınınkine benzerse de, bunların geçirgenlik özellikleri farklıdır. Lenf genellikle, kandakilerle aynı tipte olan proteinlerin küçük derişimlerini içerir. Bu proteinler, lenf kılcallarının duvarını kolaylıkla geçerler. Lenfatik sistem, sürekli olarak doku sıvısından kana küçük miktarlarda protein taşır; fakat doku sıvısının protein derişimi normalde azalmaz. Bu durumda, her ne kadar kan kılcalları proteinlere geçirgen değilse de, kan kılcallarından az miktarda bir protein çıkışı olmalıdır. Duvarları proteinlere çok geçirgen olan lenf damarları, bu proteinleri kana geri döndürürler. Kan ve doku sıvısı arasındaki normal ozmotik dengenin korunması çok önemlidir. Bazı koşullarda büyük lenf damarları tıkanabilir. Bu durumda doku sıvısının protein derişimi sürekli olarak artar ve bu sıvıyla kan arasındaki ozmotik derişim farkı giderek azalır. Bunun anlamı, giderek daha az sıvının kan kılcalları tarafından emilmesidir. Sonuç ciddi bir ödemdir (Şekil 30.19).

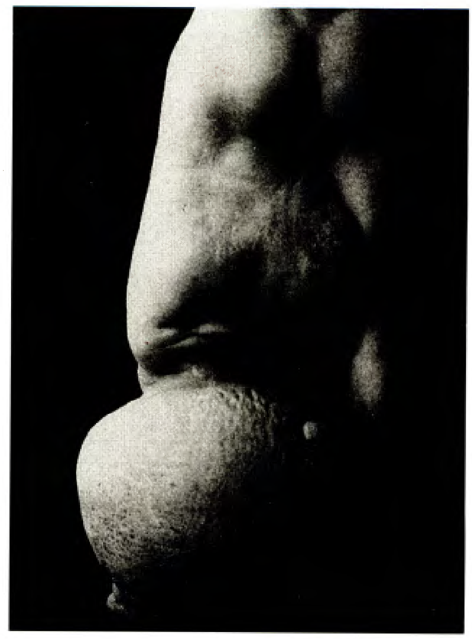
Lenfatik sistem, doku sıvısı fazlasını ve proteinleri kana geri döndürmenin yanında birçok başka işlevler de görür. Örneğin, bağırsaklarda emilen yağın büyük kısmı, kan kılcallarından çok, lenf damarları tarafından alınır. Böylece, yağların absorpsiyonu, kan kılcalları tarafından alınan şekerlerin ve amino asitlerininkinden farklıdır.

Lenf yumruları memelilerin ve bazı kuşların lenfatik sisteminde yer alırlarken, birçok aşağı omurgalılarda bulunmazlar. Bölüm 15'de gördüğümüz gibi, bu yumrular bir bağ dokusu ağından oluşmuşlardır ve bu ağın gözeneklerinde fagositik hücereler yerleşmişlerdir. Bunlar süzgeç gibi görev görürler ve B ve T hücrelerinin yerleştiği bölgelerdir. Bu hücreler, buradan geçen sıvıyı enfeksiyon etkenleri açısından denetlerler. Lenf, yumrular içinden geçerken, ölü hücreler, hücre parçacıkları ve işgalci bakteriler gibi partiküller fagosite edilirler. Fagositik hücrelerin imha edemediği toz ve kurum gibi sindirilemez partiküller yumruların içinde depolanır. Yumrular özellikle bir enfeksiyon sırasında aktif olduklarından, genellikle şişerler ve ağrı yaparlar. Çene altındaki lenf yumrularında bir boğaz enfeksiyonu sırasında olduğu gibi.

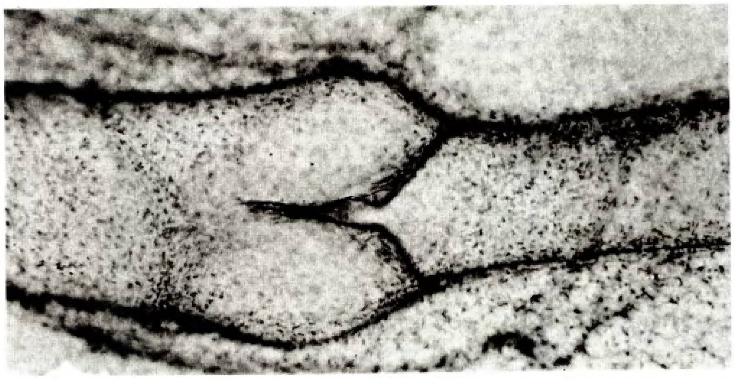
Lenfatik sistem, kan dolaşımı sisteminin arteriyel kısmına bağlantılı olmadığından, lenfin kalp tarafından oluşturulan basınçla hareket ettirilmediği gayet açıktır. Lenfin hareketi, kanın venler içindeki hareketi gibi, iskelet kaslarının kasılıp lenf damarlarını sıkıştırmala-



30.18 İnsan kafasındaki kan damarı ağı
İnsan yüzü, özellikle dudakların çevresindeki alan, yoğun kılcal damar içerir.



30.19 Elefantiyazis
Elefantiyazis, lenf damarlarının ipliksi solucanlarla tıkandığı zaman ortaya çıkan aşırı ödem durumudur. Burada, tıkanma sonucunda dokularda biriken sıvı, sol bacağın şişmesine yol açmıştır.



30.20 Bir lenf damarındaki kapakçığın fotoğrafı

rı ve lenfi tek yönlü kapakçıklardan geçecek şekilde ileri doğru itmeleri sonucunda gerçekleşir (Şekil 30.20). Bu mekanizma, insan da dahil tüm memeliler için geçerliyken, birçok diğer omurgalılarda, büyük lenf damarları boyunca yerleşmiş pompalar gibi iş gören lenf kalpleri bulunur. Lenf kalbi olan hayvanların çoğunda lenf damarlarında kapakçık bulunmaz.

SICAKLIK DÜZENLEMESİ

Hayvanlardaki dolaşım sisteminin en önemli rollerinden biri sıcaklık düzenlemesidir. Kanın bir ısıtıcı ya da soğutucu sıvı rolü oynaması, büyük ölçüde, söz konusu organizmanın sıcak kanlı -yani yüksek bir sıcaklığı, birçok enzim aktivitesi için optimuma yakın bir değerde koruyan- ya da soğuk kanlı olmasına bağlıdır. Daha sonra göreceğimiz gibi, kan kimyasının ve dokulardaki gaz alış verişinin büyük kısmı bir hayvanın fizyolojisinin bu özelliğine bağlıdır. Önce, sabit bir sıcaklığı korumanın bedellerine ve yararlarına, sonra da bu işle ilgili dolaşım mekanizmalarına göz atacağız.

Metabolik hız Bölüm 6'da gördüğümüz gibi, hücre metabolizması, karbohidratların, yağların ve proteinlerin oksidasyonuyla açığa çıkan enerjinin bir kısmını yakalayıp ATP'deki yüksek enerjili fosfat grupları içindeki enerjiye dönüştürür. Fakat bu işlemde, enerjinin kabaca yüzde 60 kadarı yitirilir -yitirilen bu enerji ise metabolizmayı termodinamik açıdan çok elverişli kılar-. Bu enerjinin büyük kısmı ısı olarak açığa çıkar. Hayvanların büyük çoğunluğu ve bitkilerin tümü, bu termal enerjinin büyük kısmını hızla çevrelerine vererek kaybederler. Böyle hayvanlar soğukkanlılar olarak bilinirler. Daha kesin terimler ***poikilotermik*** ("değişken sıcaklığa sahip") ve ***ektotermik*** (dışarıdan ısıtılan) dir. Hayvanın sıcalığı büyük ölçüde dış kaynaklardan geldiği için, vücut sıcaklığı çevre sıcaklığına bağlı olarak dalgalanmalar gösterir. Vücut sıcaklığı, dinlenme durumunda, çevredeki ortamla, özellikle ortam suysa, hemen hemen aynıdır.

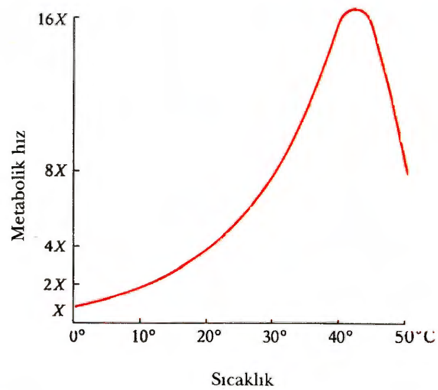
Bir organizmanın metabolizması, sıcaklığa yakından bağlıdır. Ak-

tif organizmanın toleranslı olduğu dar sıcaklık sınırlarında, metabolik hız-standart koşullar altında organizmanın oksijen kullanma hızıyla ve/ya da karbondioksit üretme hızıyla ölçülür- çok düzenli bir biçimde, artan sıcaklıkla birlikte artar, sıcaklık düşünce azalır. Metabolik hız ile sıcaklık arasındaki ilişki, genellikle Q_{10} adı verilen bir değerle ifade edilir. Bu değer, sıcaklıktaki her 10°C'lik yükselmede, hız artışını ölçer. Eğer hız, her 10°C'lik yükselmede iki katına çıkıyorsa Q_{10} 2, üç katına çıkıyorsa Q_{10} 3, vb. denir. Metabolik hızın en sık aldığı Q_{10} değeri 2'dir. Bir hayvanın 0°C'deki metabolik hızına X diyelim. Eğer bu hayvanın metabolik hızının Q_{10} değeri 2'yse, bu durumda 10°C'de bu değer 2X, 20°C'de 4X, 30°C'de 8X ve 40°C'de 16X olacaktır. Sıcaklık yükseldikçe hızın daha çabuk artmasına dikkat ediniz. Şekil 30.21'deki gibi grafiklendiği zaman, bu tipte bir eksponansiyel artış, sıcaklık arttıkça eğimi dikleşen bir eğri verecektir.

Bekleneceği gibi, ektotermik hayvanların aktivitesi, çevrelerindeki sıcaklık değişimlerinden kesin olarak etkilenir. Sıcaklık yükseldikçe (dar sınırlar içinde) daha aktif, sıcaklık düştükçe hareketsiz ve uyuşuk olurlar. Bu yüzden bu hayvanlar, etkin olarak işgal edebilecekleri habitatlarla sınırlı kalırlar, çünkü bu habitatlardaki sıcaklıkların insafına kalmışlardır. Kuşkusuz, birçoğu, iç sıcaklıklarını kısa bir süre için de olsa çevre sıcaklığının üzerine çıkartabilmek ve böylece sınırlarını bir dereceye kadar genişletmek için, güneş altında durmak gibi davranış adaptasyonları geliştirmişlerdir.

Az sayıda hayvan, memeliler ve kuşlar, metabolizmalarının egzergonik tepkimeleri sırasında üretilen sıcaklıktan yararlanabilirler. Bunun için bazı mekanizmalar geliştirmişlerdir- yağ, kıl, tüy vb. ile yalıtılmış olmak gibi (Tablo 30.1). Ne var ki, bu mekanizmalar çevreye sıcaklık kaybını yavaşlatırlar. Böyle hayvanlara genellikle sıcak kanlılar adı verilir. Biyologlar ***homeotermik*** ("sabit sıcaklığa sahip") terimini kullanırlar. Son yıllarda ***endotermik*** (içten ısıtılan) terimi, giderek artan bir kabul görmüştür. Vücut içinde sıcaklık üretilen hayvanlarda, vücut sıcaklığı oldukça yüksektir-genellikle çevre sıcaklığından daha yüksek- ve çevre sıcaklığı büyük dalgalanmalar gösterse bile, nispeten sabittir. Buna uygun olarak da endotermlerin metabolik hızları, yüksek bir düzeyde sabit olarak tutulabilir ve bunlar çok aktif olarak kalırlar. Böylece, bunlar, çevre sıcaklığına, ektotermlerden daha az bağımlıdırlar ve çok daha çeşitli habitatları, kendi çıkarları için kullanma şansına sahiptirler.

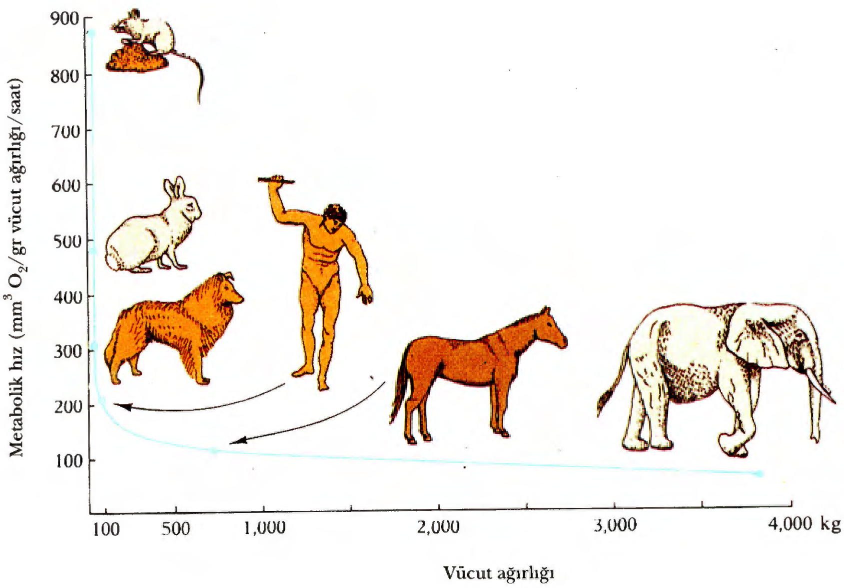
Endotermikliğin bir diğer avantajı, homeotermlerin ateşlenebilmesidir. Ateşlenme, genellikle hastalıkların istenmeyen yan etkisi olarak düşünülür ve ateşi düşürmek için aspirin gibi ilaçların alınması önerilir. Halbuki ateşin (sınırlar içinde) bir uyum tepkisi olduğuna inanmak için iyi nedenler vardır. Örneğin eğer balıklar, amfibiler ya da kertenkeleler gibi soğukkanlı hayvanlara yapay bir habitatta değişik sıcaklıklar sağlanırsa, bunlar sıcaklığın 38-39°C olduğu- homeotermlerin çoğunun korumaya çalıştığı sıcaklıkla hemen hemen aynı- bölgelerde toplanma eğilimi gösterirler. Eğer daha sonra bunlar bir bakteriyel hastalıkla enfekte edilirlerse, sıcaklık tercihleri 2-4°C yükselir. 34°, 36°, 38°, 40° ve 42°'lerde tutulan enfekte ektotermlerle yapılan deneyler göstermiştir ki, canlı kalma başarısı, en yüksek sıcaklıklarda en yüksektir. Bu da, hem homeoterminin hem de ateşin yararlı olduğuna işaret eder.



giştiğini gösteren grafik
Hipotetik organizmanın Q_{10} değeri 2'dir- yani bunun metabolik hızı, sıcaklıktaki her 10°'lik artışta iki katına çıkmaktadır. Bu artış, hücredeki tepkimelerin artan termal enerjisinin ve hücresel enzimlerin yükselen verimliliğinin sonucudur. 40°'nin üzerindeki ani düşüş, enzimleri özgül aktif yapıda tutan zayıf bağların kopmaya başladıkları noktayı gösterir. Sonuçta enzimler denatüre olurlar ve metabılik aktivite ciddi olarak bozulur.

TABLO 30.1 *Çeşitli maddelerin yalıtım değerleri*

Madde	*Nisbi yalıtım değeri*
Bakır	1
Su	660
Kas	835
Yağ	1,800
Kuru kürk	10,000
Hapsedilen hava	16,000



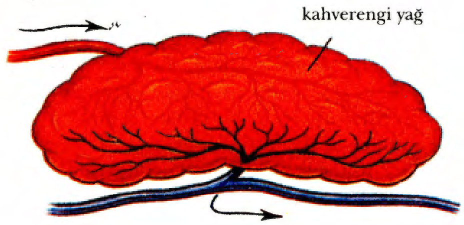
30.22 Memelilerde metabolik hız ile vücut büyüklüğü arasındaki ters orantıyı gösteren grafik

Eğer değindiğimiz tüm avantajlar, endotermler için geçerliyse, o zaman neden seçilim tüm hayvanlarda homeoterminin evrimleşmesi lehine etki etmemiştir? Cevap, yüksek bir sıcaklığı korumanın bedelinde yatar.

Hem endotermik, hem de ektotermik hayvanlarda ve bitkilerde normal metabolik hız, vücut büyüklüğüyle ters orantılıdır; organizma ne kadar küçükse, dokunun gram başına düşen *nisbi* metabolik hızı o kadar yüksektir (Şekil 30.22). Bunun nedeni, endotermlere bakılarak kolaylıkla anlaşılabilir: Daha küçük hayvanlar, daha büyük bir yüzey/hacim oranına sahiptirler ve bunun sonucunda da birim zamanda çevreye nisbi sıcaklık kaybı daha büyüktür. Vücut yüzeyinden çevreye hızlı sıcaklık kaybına karşın, sabit bir yüksek vücut sıcaklığını korumak için, küçük bir hayvan, besini çok yüksek bir hızda okside etmek zorundadır. Tüketilen besinin nisbi miktarı ve sindirim, solunum, vb. hızının, azalan büyüklükle birlikte artması nedeniyle, endotermlerin büyüklüğünde bir alt sınır vardır. Yaşayan en küçük memeliler soreksler dir ve bunların ağırlığı sadece 4 gram civarındadır. Bunlar, her gün kendi ağırlıkları kadar yemek zorundadırlar ve eğer besinsiz kalırlarsa birkaç saat içinde açlıktan ölürler.

Ektodermik hayvanlar ve bitkilerde, büyüklük ve nisbi metabolik hız arasındaki ters orantıyı açıklamak daha zordur. Soğukkanlı organizmalar metabolik sıcaklıklarını çevreye verdiklerinden ve sıcaklık kaybına normalde metabolizmada bir artışla tepki göstermediklerinden, daha büyük vücut ve bununla birlikte gelen daha küçük yüzey/hacim oranı, bir şekilde sıcaklık kaybını geciktirecek ve korunan sıcaklık, metabolizmayı hızlandıracaktır. Gerçekten de bitkilerde ve ektotermlerde daha büyük gövdenin neden *daha düşük* nisbi meta-



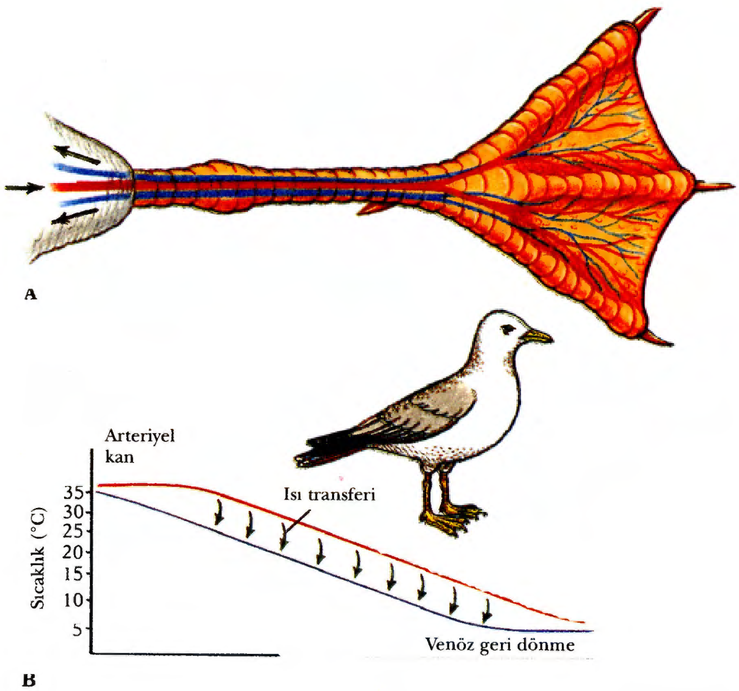


30.23 Bir yarasadaki kahverengi yağ
Sol: Kahverengi yağ deposu, üst göğüs boşluğunda, kalbin yanında yerleşmiştir. Sağ: Bu depodaki çok sayıda damar, oksidasyondan doğan sıcaklığı hızla vücudun tüm kısımlarına taşır.

bolik hızlarla korelasyon içinde olduğu hiçbir zaman tam olarak açıklanamamıştır. Bir olası faktör, artan büyüklüğün genellikle hayvanlarda iskelette ve diğer bağ dokularda, bitkilerde ise destek fibreleri de ve olgun ksilemlerde orantısız bir artışa yol açtığıdır; bir kızılağaç, bir papatyadan ve bir timsah, bir kertenkeleden çok daha fazla destek yapısı gerektirir. Bu dokular, metabolik olarak nispeten inaktif olduklarından, organizmanın tümünün birim ağırlığı başına düşen ortalama metabolik hız, bu az aktif; fakat gerekli yapısal dokuların oranı arttıkça düşer. Bu, bir embriyonun gelişim sürecinde görülür. Hemen tamamen metabolik olarak aktif hücrelerden oluşan erken embriyo, yüksek bir nisbi metabolik hıza sahipken, geç embriyoda daha az aktif doku tiplerinin oranı artar ve böylece nisbi metabolik hız düşer.

Isıtma Yeryüzünün birçok bölgesinde çevre sıcaklığı 39°C'den düşüktür. Bu, endotermlerin çoğunun kendilerini aktif olarak ısıtmak zorunda oldukları anlamına gelir. Eğer çevre sıcaklığı çok düşük değilse ve hayvan iyi yalıtılmışsa, dolaşım sisteminin sıcaklığı, üretim bölgelerinden vücudun diğer bölgelerine verimli olarak dağıtması koşuluyla, hayvanın kendi metabolizmasıyla üretilen sıcaklık fazlası, bu iş için yeterli olabilir. Eğer bazal sıcaklık üretimi yetersizse, birçok hayvan titreyerek tepki gösterir. Bu istemsiz izotonik egzersizin sonucu, kaslardan geçen kılcallardaki kanın ısıtılmasıdır; bu sıcaklık, dolaşım sistemi tarafından vücudun geri kalan kısmına taşınır.

Aralarında soreksların, yarasaların ve sinek kuşlarının da bulunduğu bazı küçük hayvanlar, homoitermi lüksünü tam olarak kaldıramazlar ve büyük yüzey/hacim oranı nedeniyle, yüksek bir ısınma faturası ile karşı karşıya gelirler (Şekil 30.22). Bunun yerine, bu hayvanlar, vücut sıcaklığının beslenme devreleri arasında azaldığı bir çeşit temporal hemoitermiyi tercih ederler. Hibernatörler, aynı şeyi, saatler yerine haftalar ölçeğinde yaparlar. Her iki durumda da sorun, hayvanın kendisini bu düşük sıcaklık uyuşukluğundan çıkarmasında-

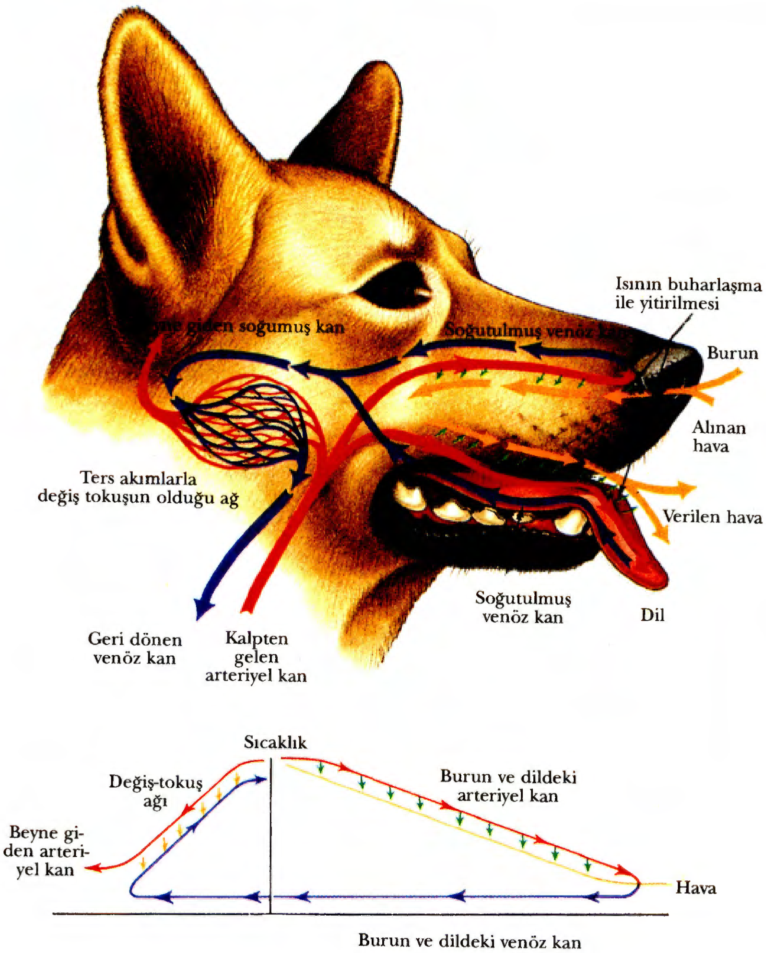


30.24 Isı kaybını en aza indirmek için ters akım alış verişinin kullanılması
Soğuk havalarda, Kuzey Kutup martısı gibi bir hayvanın ekstremitelerindeki sıcaklığın, vücut sıcaklığının oldukça altına düşmesine izin verilir. Bu stratejiye spatiyal heterotermi denir. Martı daha sonra, ekstremitelerinde yer alan arterlerdeki sıcak kan ile venlerdeki geri dönen soğuk kan arasında meydana gelen tars akım alışverişi yoluyla ısıyı korur. Grafiğin gösterdiği gibi, bu düzenleme, ısının büyük kısmının bacak ve ayakta kaybolmadan vücuda geri döndürür.

dır. Bir ortak strateji, kılcallarca zengin bir merkezî ısıtıcıya sahip olmaktır. Örneğin yarasalar, "kahvengi yağ",–çok sayıda mitokondri (tipik rengin oluşmasına katkıda bulunur) ve gerekli oksidatif enzimler içeren yağ hücreleri (Şekil 30.23)- depolarını kullanırlar. (Normal yağ hücreleri, kendi yağlarını metabolize etmezler. Bunun yerine, gerek duyulduğunda bunları dolaşıma salgılarlar ve hedef hücreler, bu yağları alıp kendileri için kullanırlar.) Uyuşuk durumdaki hayvan, aktif olma gereği duyunca, yağ oksidasyonuna başlar. Bu işlem, kanın ısıtılmasıyla sonuçlanır.

Sıcaklığın korunması Çevre sıcaklığı, bir hayvanın vücut sıcaklığının çok altındaysa bir miktar sıcaklık kaybı kaçınılmaz olur. Yalıtım, -post, tüyler ve yağ- sıcaklık kaybını azaltabilir; fakat tamamen durduramaz. Aslında, böyle bir yalıtkan tabakanın varlığı sıcaklık fazlasının atılmasını gerektiren sıcak havalarda ya da ağır egzersiz sırasında farklı sorunlara yol açar. Sıcaklık kaybını en aza indirmede en ciddi sorun, Kuzey Kutbu'nda yaşayan hayvanların kol ve bacakları ile büyük yüzey/hacim oranına sahip diğer ekstremitelerinde yaşanır. Bu hayvanların çoğu uzaysal heterotermi gösterir. Yani, merkezdeki sıcaklık yüksek tutulurken, bacaklar ve kulaklar soğuğa bırakılır (Şekil 30.24). Bu defa da ekstremiteleri canlı tutmak için, bunlarda dolaşan kanın sıcaklığını koruma sorunu ortaya çıkar. Strateji, yine, ters akım alış verişidir: Sıcak kan taşıyan arterler, soğuk kanla geri dönen venlerin yanında yer alırlar böylece arteriyel kanın sıcaklığının büyük kısmı venlere transfer olur.

Soğutma Birçok hayvan, suyu buharlaştırarak kendilerini soğutur. İnsanlar için bu, terleme anlamına gelir. Kan, deriye yönlendirilerek sıcaklığı doğrudan havaya yayılır ve sırada buharlaşmayla soğutma



30.25 Hızlı soluma ve rete alış verişiyle soğutma Hayvanlar, solunum sisteminde yer alan kılcallardaki kanı, burun yoluyla nefes alıp, dil üzerinden nefes vermek suretiyle buharlaşma yoluyla soğuturlar. Soğutulmuş kan, daha sonra beyine giden kanla sıcaklık değiş tokuşu yapar ve böylece bu duyarlı organı aşırı ısınmaktan korur. Bu üç aşamalı değiş tokuşun anatomisi üstte gösterilmiştir; kan sıcaklığı üzerindeki etkileri ise grafikte sunulmuştur (alt).

sağlanır. Post ya da tüylerle yalıtılmış türlerde ise, buharlaşma çok daha bölgesel olmak zorundadır. Bu hayvanlarda sık olarak kullanılan yüzey dildir. Köpeklerin hızlı hızlı soluması, buna, aşina olduğumuz bir örnek oluşturur.

Şaşırtıcı görünebilir; fakat hızlı soluyan bir köpek havayı ağzı yoluyla değil, burun yoluyla alır. Bölüm 28'de gördüğümüz gibi, solunum dokusu, alınan havaya su buharı vererek bunu ısıtır ve nemlendirir. Fakat dışarı verilen hava, burun yoluyla verilip sıcaklığın ve nemin büyük kısmı korunması gerekirken, ıslak bir yüzey olan dil üzerinden geçirilerek, ağız kenarlarındaki havayı da birlikte taşıyarak daha da fazla su buharlaştırılır(Şekil 30.25). Sonuçta hem burunda hem de dilde bulunan kılcallardaki kan soğutulmuş olur. Birçok tür-

de-özellikle sıcak iklimlere uyum yapmış olanlarda, bu soğutulmuş kan, doğrudan vücuda döndürülmez. Bunun yerine, bir başka kılcal grubu olan ***carotid rete***'ye (rete bir ağdır) akar. Bu kılcal ağı, beyine kan taşıyan arteriyel kılcallarla bir aradadır ve bu, kanı, ters akım alış verişi yoluyla soğutur[2]. Bu yolla, sıcaktan en kolay zarar gören organ olan beyin, tercihli olarak soğutulmuş olur.

İNSAN KANI

Şimdiye kadar dolaşımdaki kanın izlediği yolları, dolaşımın mekanizmasını, sıcaklık düzenlenmesindeki rolünü ve bazı maddelerin dokuyla değiş- tokuş edilme işlemlerini tartıştık. Şimdi ise kanın kendisini daha ayrıntılı olarak incelemeliyiz. Kan, hayvan vücudundaki dokuların en önemli ve en olağan dışı olanlarından bir tanesidir.

Bölüm 25'de, kanı, sıvı matriksi (ana maddesi) olan bir bağ doku olarak sınıflandırmıştık. Kanın hücre içi sıvı ana maddesine ***plazma*** adı verilir. Omurgalıların plazması içinde asılı olarak bulunan üç büyük hücre tipi ve katı bileşenler bulunur; (1)kırmızı kan korpüskülleri ya da ***eritrositler***; (2) beyaz kan hücreleri ya da ***lökositler***; (3) hücre parçacıkları olarak bulunan disk şeklinde küçük cisimler olan ***kan pulcukları***[3]. Eğer kanın tümü, pıhtılaşması önlenerek bir test tüpünde dik olarak bekletilirse, hücreler ve kan pulcukları yavaşça dibe çökecek ve sıvı plazma üstte kalacaktır. Hücrelerin ve kan pulcuklarının özgül ağırlığı plazmanınkinden çok yüksek değildir ve normal dolaşım sırasındaki çalkalanmalar, dolaşım sistemi içinde birbirlerinden ayrılmalarını önlemek için yeterlidir. Normalde, hücreler ve kan pulcukları tüm kan hacminin yaklaşık yüzde 40-50'sini, plazma ise diğer yüzde 50-60'ını oluşturur.

PLAZMANIN BİLEŞİMİ

Plazmanın temel çözücüsü, hiç kuşkusuz, hacminin kabaca yüzde 90'nını oluşturan sudur. Su içinde çok çeşitli maddeler çözünmüştür; bunların nisbi derişimi, organizmanın durumuna ve incelenen sistemin oranına göre değişir. Kolaylık olsun diye, gelin bu çözünen maddeleri altı kategoriye ayıralım; (1) inorganik iyonlar ve tuzlar; (2) plazma proteinleri; (3) organik besinler; (4) azotlu atık ürünler; (5) taşınan özel ürünler ve (6) çözünmüş gazlar.

1. Plazmadaki temel inorganik katyonlar (artı yüklü iyonlar) sodyum (Na^+), kalsiyum (Ca^{++}), potasyum (K^+) ve magnezyumdur (Mg^{++}). Belli başlı inorganik anyonlar (eksi yüklü iyonlar) ise klor (Cl^-), bikarbonat (HCO_3^-), fosfat ($HPO4^=$ ve $H_2PO_4^-$) ve sülfattır ($SO_4^=$). Bunlardan en bol bulunanlar kloritler ve bikarbonattır. İnorganik iyonlar ve tuzlar (artı ve eksi yüklü iyonlardan oluşan iyonik bileşikler) birlikte memelilerin plazmasının ağırlık olarak yaklaşık yüz-

[2]Bunlar, çevre dokularla ya da kendi aralarında gaz, besin ya da atık madde değişimi anlamında gerçek kılcallar değillerdir. Sadece sıcaklık transferi için vardırlar.

[3]Gerçek kan pulcukları sadece memelilerde bulunurlar. Diğer omurgalıların çoğunun kanı, trombosit adı verilen hücreler içerir. Bunlar, kan pulcuklarına benzer biçimde, kan pıhtılaşmasında işlev görürler.

de 0.9'unu oluştururlar. Bu miktarın 2/3'sinden fazası sodyum klorür yani bildiğimiz sofra tuzudur.

Herbir iyonun derişimi oransal olarak değişmez kalır; çünkü başta böbrekler ve diğer boşaltım organları olmak üzere çeşitli sistemler ve aynı zamanda birçok hormon tarafından bunların derişimi düzenlenir. Bu değişmezlik ve bu denge korunması, -hatırlayacağınız gibi, buna *homeostazis* denir- organizmanın normal işlevi için gereklidir. Örneğin sodyum klörür (NaCl) ve sodyum bikarbonat ($NaHCO_3$) derişimlerinde meydana gelen küçük sapmalar, hücreler üzerinde ciddi etkiler yaratır; çünkü bu bileşikler (plazma proteinleriyle birlikte), plazma ile hücrelerin içinde bulunduğu sıvı arasındaki ozmotik dengenin belirlenmesinde yardımcı olurlar. Çözünmüş maddelerin toplam derişimi değişmese bile, plazmadaki iyonların derişimlerindeki sapmalar, doku sıvısında da sapmalara yol açar ve ciddi bozukluklar yaratabilir. Örneğin sinirler ve kaslar, K^+ ve Ca^{++} derişimlerindeki değişmelere karşı son derece duyarlıdırlar. Benzer biçimde, hücre zarlarının bütünlüğü, hücre içi sıvıdaki Ca^{++}, Mg^{++}, K^+ ve Na^+'un dengede olmasına bağlıdır. Bazı iyonların derişimi, aynı zamanda vücut sıvılarının pH'sının belirlenmesinde de çok önemlidir ve pH'da (normalde plazmada hafifçe alkalidir) meydana gelecek küçük kaymalar bile organizmayı öldürebilir.

2. Ağırlık olarak plazmanın yüzde 7-9'unu oluşturan plazma proteinleri, üç tiptir- fibrinojen, albuminler ve globulinler. Bu proteinlerin büyük kısmı karaciğerde sentezlenir. Globulinlerin bazıları ise lenfoyit dokuda ya da dolaşımdaki B hücrelerinde sentezlenir.

Proteinlerin plazmanın ozmotik basıncını belirlemedeki önemini ve bunun sonucu olarak, kılcal damar ağındaki madde değişimindeki etkilerini ve vücuttaki genel su dengesindeki önemlerini tartışmıştık. Bu proteinler aynı zamanda, plazmanın pH'sının değişmez tutulmasına yardımcı olurlar ve yine plazmanın vizkozitesini (vizkozite, bir sıvıdaki iç sürtünmenin- yani birbirleri üzerinde kayan moleküllerin arasındaki sürtünmenin- birimidir) sabit tutarlar. Kalp, normal kan basıncını, ancak kanın vizkozitesi normale yakınsa koruyabilir. Şiddetli kanamalardan sonra, acil önlem olarak dolaşım sistemine bir izotonik tuz çözeltisi enjekte etmek, kan hacmini normale döndürüp kan basıncını da bir dereceye kadar yükseltebilir; fakat basıncı normal düzeyine kadar yükseltemez, çünkü tuz çözeltisinin vizkozitesi düşüktür.

Plazma proteinlerinin başka işlevleri de vardır: bazı hormonlara yağ asitlerine ve diğer lipitlere, bazı vitaminlere ve çeşitli minerallere bağlanarak, bunların kanda taşınmalarını büyük ölçüde kolaylaştırır. Buna ek olarak, fibrinojen ve bazı globulinler, kanın pıhtılaşmasında işlev görürler (sayfa 872'deki kutucuğa bakınız); diğer globulinler bağışıklık tepkisinde rol oynarlar.

3. Kandaki organik besinler, glukoz, yağlar, fosfolipitler, amino asitler ve laktik asittir. Bunlardan bazıları bağırsaktan alınırlar, bazıları da karaciğer ve yağ depoları gibi depo bölgelerinden kana girerler. Laktik asit, özellike kaslarda, bir glikoliz ürünüdür. Kan tarafından karaciğere taşınır ve orada tekrar karbonhidratların sentezinde kullanılır ve bir kısmı da karbondioksit ve suya kadar okside edilir.

Plazmada bulunan bir diğer madde kolesteroldür. Bir dereceye kadar, bir enerji kaynağı olarak metabolize edilebilir ve hücre zarını

Ek Okuma

DALICI MEMELİLERDE ÖZEL UYUMLAR

İnsanlar, aslında birkaç düzine metre gibi orta derinliklere bile dalsalar, çeşitli sorunları (en iyi bilineni "vurgun" dur) önlemek için önlemler almak zorundadırlar. Bir dalgıçın katettiği her 10 metrede, vücut üzerine binen basınç bir atmosfer- deniz düzeyinde havada hissedilen basınç- yükselir. Bu yüksek basınç, vücudu sıkıştırır ve sonuçta sıkışabilir ve kapanabilir dokulardaki (daha da derinlerde sinüsler bile kapanabilir) havayı kana ve dokulara geçmeye zorlar. Sıkıştırılmış hava, akciğerlere basınç sağlar, göğüs kafesinin genişlemesine yardımcı olur ve sürekli solumaya izin verir; fakat bu fazla basınç aynı zamanda dokulara daha fazla gaz molekülünün geçmesine yol açar. Dalgıç su yüzeyine geri döndüğünde, vücut üzerindeki alçak basınç, azot gazının dokularda habbecikler oluşturmasına yol açar. Bu durum ise, vurgunun özelliği olarak, kaslarda acı veren kramplara neden olur.

Dalıcı memeliler, yüksek basıncın tehlikelerini en aza indiren bir dizi uyuma sahiptirler. Bunlardan biri davranışsaldır. Dalmadan önce derin nefes verirler ve böylece dokulara geçmeye zorlanan hava hacmini en aza indirirler. Hatta bazıları akciğerlerini tamamen söndürürler. Bu, hayvanın dalış süresince metabolize edebileceği yeterli oksijeni sağlamak zorunda olması demektir. Örneğin Weddell ayıbalığı, 500 m. derinliğe bir saatten daha uzun sürede dalabilir. Bu süre içerisinde kendisine oksijen sağlamak için özel uyumlar kombinasyonundan yararlanır. Bir uyum biçimi, kaslarında iki misli fazla miyoglobin-dokulardaki oksijen depolayıcı protein- bulundurmaktır. Bir başka özelleşmiş uyum, artan kan hacmidir. Ayıbalıkları, dolaşımda birim kütle başına, insanlarınkinin yaklaşık iki katı fazla kana sahiptirler. Bir bu kadar kan da dalakta depo edilmiştir. Bir başka uyum da kırmızı kürecik sayısını arttırmaktır; ayıbalıkları, birim kan hacmi başına, karasal memelilerinkinden iki kat fazla alyuvara sahiptirler.

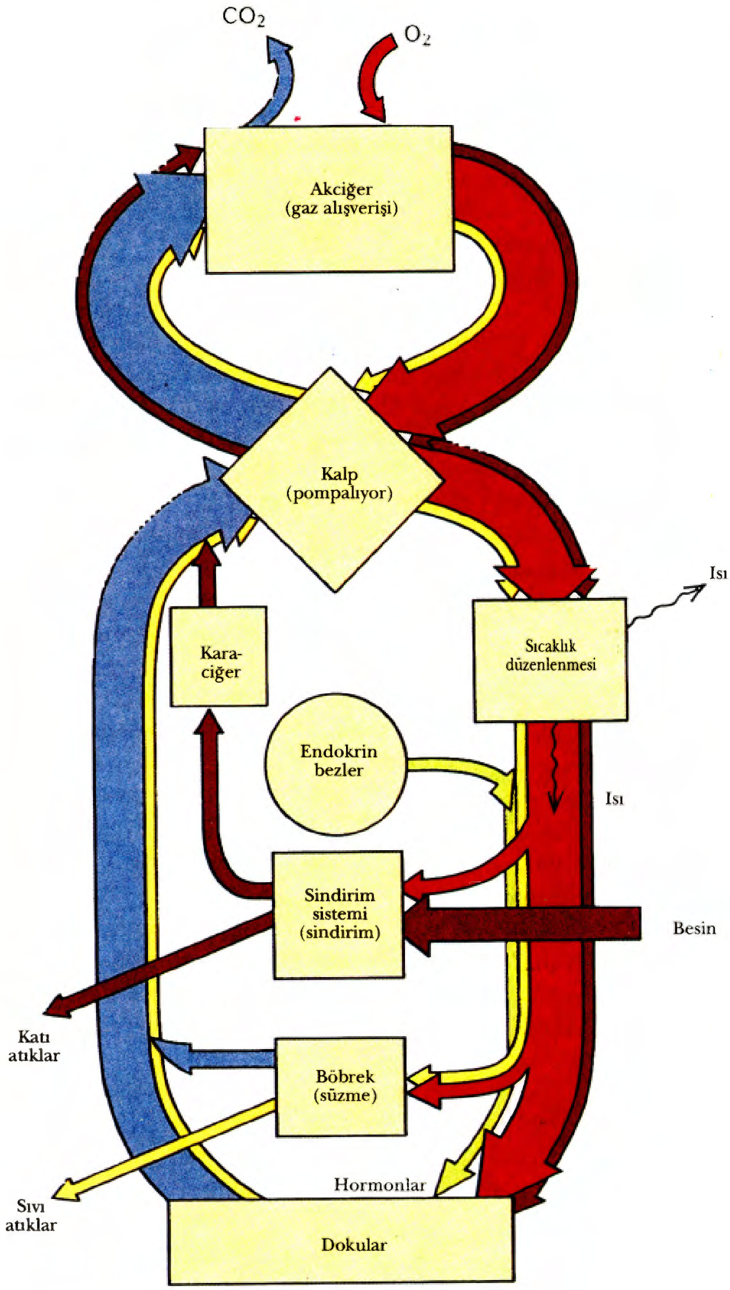
Oksijen desteğini arttıran bu yollarla birlikte, dalıcı memeliler, av arama sırasındaki derin dalışlarda, oksijen tüketimini azaltan bir dizi stratejiye de sahiptirler. Gerekli olmayan organlar ve dokular kapatılır ve diğer birçoğu (uzun dalışlar sırasında kaslar da dahil) anaerobik çalışmaya sevkedilerek, oksijen, beyin için (ve gebe dişilerde plasenta için) korunur. Bu kadar yüksek verimdeki dalış mekanizmasının tamamen karasal bir atadan evrimleşmiş olması, doğal seçilimin gücünün ve potansiyelinin bir göstergesidir.

sağlamlaştırıcı bir bileşendir. Fakat en önemli rolü, diğer birçok önemli steroyitler, örneğin, safra asitleri ve steroyit hormonlar, için öncül madde olmasıdır.

4. Plazma, aynı zamanda, azotlu atık maddeleri, oluşturuldukları yerlerden, böbrek gibi boşaltım organlarına taşır. Memelilerde bu atıklar, esas olarak üre, az miktarda da amonyak ve ürik asit biçimindedir.

5. Plazma tarafından taşınan özel ürünler arasında, hormonlar, ayrı bir öneme sahiptirler. Endokrin dokular tarafından sentezlenen bu maddeler, önemli düzenleyici kimyasallardır. Bunlara başka bölümlerde daha yakından bakacağız.

6. Üç temel gaz, plazmada çözünmüş olarak bulunur. Bunlardan biri, azot olup akciğerlerden kana difüze olur, fizyolojik olarak rolü yoktur ve derine dalıcı memeliler dışında önemsizdir (kutucuğa bakınız). Diğer iki gaz, oksijen ve karbondioksit, çok önemlidir; bunların taşınmalarını daha ileride ayrıntılı olarak tartışacağız. Aslında,



30.26 Dolaşım sisteminin önemli işlevleri Büyük ölçüde şematize edilmiş olan bu şekil, gazların, hormonların, besinlerin, atıkların ve sıcaklığın dolaşım sisteminde izledikleri yolları göstermektedir. Oksijen, akciğerlerden girer, kan tarfından taşınır ve dokularda CO_2 ile yer değiştirir; CO_2, akciğerlere taşınır ve burada daha fazla O_2 ile yer değiştirir. Besinler sindirim sisteminden girerler ve karaciğere taşınırlar. Burada bunların çoğu uzaklaştırılır. Daha sonra geriye kalanlar dokulara taşınırlar. (Karaciğer tarafından uzaklaştırılan besinler, yemek aralarında kana geri verilerek, dolaşımdaki şekerlerin ve diğer maddelerin düzeyi nispeten sabit tutulur.) Dolaşım sistemi aynı zamanda hormonların ve sıcaklık alış verişinde de kullanılır.

omurgalılarda oksijenin büyük kısmı ve karbondioksidin bir bölümü kırmızı kan küreciklerinde taşınır. Böylece, bunların plazmada sadece küçük bir miktarı kalır.

Dolaşım sisteminin çok amaçlı işleyişi, Şekil 30.26'da şematik olarak gösterilmiştir.

KAN NASIL PIHTILAŞIR?

Aşağıdaki bir dizi deneyi izleyin

1. Canlı bir kan damarından alınan; fakat damarın zedelenmiş bölgesine temas etmemesine özen gösterilen kan, yüzeyi hidrofobik plastikle kaplanmış bir kaba konur. Kan, böylece, alışılagelmiş bir şekilde pıhtılaşmayla sonuçlanması beklenen iki koşulla, aynı anda karşılaşır- havayla temas ve akışın durması. Buna karşın kan, saatlerce sıvı durumunu korur. Buna ek olarak, düğümle bağlanmış olan bir damarın bir bölgesinde hareketsiz kaldığı zaman da pıhtılaşmaz.

2. Aynı işlem tekrarlandığında; fakat bu defa kanın içinden alındığı damarın zedelenmiş olan duvarıyla temas etmesine izin verildiğinde, pıhtılışma derhal başlar. Pıhtılaşma, damar zedelendiğinde meydana geliyor ve zedelenen doku, pıhtılaşma işlemini başlatan bazı kimyasallar salgılıyor olabilir mi?

3. Eğer doku hücrelerinden bir özüt hazırlar ve bunu birinci deneydeki plastikle kaplı kapta bulunan sıvı haldeki kanın üzerine eklersek, hızla bir pıhtı oluşmaya başlıyor. Doğru yoldayız gibi görünüyor. Fakat kanı, birinci deneyde olduğu gibi zedelenmiş dokuyla temas etmesini önleyerek bir damardan alıp, hidrofobik plastikle kaplanmış olanın yerine, hidrofilik bir cam kaba koysak, doku özütü eklenmesine de gerek olmadan, kan hızla pıhtılaşıyor. Bu bizi nereye götürür? Acaba varsaydığımız pıhtılaşmayı başlatıcı kimyasalın başka bir kaynağı olabilir mi?

4. Eğer taze kanı cam ile temas ettirip güçlü bir mikroskop altında incelersek, kan pulcuklarının cama temas edince parçalandıklarını görebiliriz. Muhtemelen, parçalanmakta olan kan pulcukları, zedelenen dokudan salgılanana benzer bir pıhtılaşma başlatıcı kimyasal salgılarlar. Kan pulcukları, cam gibi hidrofilik yabancı yüzeylere temas ettiklerinde, hidrofobik yüzeylere temas etmelerine göre daha kolay parçalanıyorlar. Bu, pıhtılaşmanın neden plastikle kaplı kapta meydana gelmediğini açıklayabilir. Kan pulcukları, aynı zamanda, zedelenmiş dokuyla temas edince de parçalanıyorlar.

Burada özetlenen çeşitli deneylerle önerilen hipotez, doğrulanmıştır. Gerek zedelenmiş dokular, gerekse parçalanan kan pulcukları, ***tromboplastin*** adı verilen karmaşık bir madde salgılarlar. Bu madde pıhtılaşmayı başlatır; fakat sadece kalsiyum iyonlarının varlığında bunu başarır. Kalsiyuma bağlı antikoagülant bağlayıcı protein- trombomodulin-sistemin kazara çalışmaya başlamasını önler; Ca++ yokluğunda, trombin inaktif bir yapıda tutulur. Kanın, daha sonra kan nakillerinde kullanılmak üzere saklanmasında kullanılan antikoagülantların bazıları, kalsiyum iyonlarını kandan uzaklaştıran ve bu yolla pıhtılaşmayı önleyen kimyasallardır.

Böylece, normal bir kan pıhtılaşması için gerekli iki madde, tromboplastin ve kalsiyum iyonlarıdır. Bir üçüncüsü ise plazma proteini fibrinojendir. Fakat bu üç maddeyi bir kapta karıştırsak, pıhtılaşma oluşmaz. Bir şeyin daha işe karıştığı açıktır. Bu birşey, plazmanın globulin proteinlerinden biri olan ***protrombin***dir. Eğer fibrinojen, tromboplastin ve kalsiyum iyonları karışımına protrombin eklenirse bir pıhtı oluşacaktır. Protrombinin kendisinin pıhtılaşma üzerinde hiçbir etkisi yoktur. Önce ***trombin*** formuna dönüşmelidir ve bu da fibrinojeni pıhtıyı meydana getiren fibrine dönüştüren maddedir.

Şimdi artık, pıhtılaşma işlemindeki esas bileşenleri tanımlamış bulunuyoruz. Parçalanan kan pulcukları ya da zedelenen doku tarafından üretilen tromboplastin, plazma proteini protrombini trombine dönüştürür; bu, kalsiyum iyonlarının işe karıştığı reaksiyondur. Daha sonra trombin, bir başka plazma proteini olan fibrinojeni fibrine dönüştürür. Fibrin iplikleri bir ağ oluştururlar. Bu, büzülmeye başlar ve sonuçta kan serumu dışarı atılır ve geriye sertleşmiş bir pıhtı kalır. Reaksiyonlar, aşağıdaki gibi özetlenebilir:

$$(1) \quad \text{protrombin} \xrightarrow[\text{Ca}^{++}]{\text{tromboplastin}} \text{trombin}$$

$$(2) \quad \text{fibrinojen} \xrightarrow{\text{trombin}} \text{fibrin}$$

Bu basitleştirilmiş özet denklemler, temel maddeler arasındaki ilişkiyi göstermektedir. Aslında pıhtılaşma işleminde, çeşitli diğer maddeler de- hızlandırıcılar, inhibitörler, vb. - rol oynarlar. Hatırlayacağınız gibi, bu şekilde, ilk adımın bir diğerini, bunun da bir sonrakini aktive ettiği tipteki reaksiyon dizilerine, kademeli dizi reaksiyonları adı verilir.



30.27 Kan pıhtılaşması
Kan, kanın çeşitli bileşenleri bir fibrin ağı içinde hapsedildiklerinde pıhtılaşır. Bu, elektron mikroskop fotoğrafında, çeşitli eritrositler ile ölü eritrositlerin ve bakterilerin ortadan kaldırılmasında temel rol oynayan hareketli bir makrofaj (üst sol) görülmektedir.

KAN PIHTILAŞMASI

Normalde, dolaşımdaki kanın plazması sıvı durumdadır. Buna karşın, bazı koşullarda, kan damarı zedelendiğinde, bazı yabancı maddeler dolaşım kanına girdiğinde ya da kan vücuttan uzaklaştırıldığında, plazma proteinlerinden biri, ***fibrinojen*** çözeltiden çıkıp ***fibrine*** dönüşür. Bu da sert bir yumru ya da pıhtı oluşturur(Şekil 30.27). Bu yolla, damardaki küçük bir delik tıkanabilir ya da damardaki zayıflamış bir bölge güçlendirilebilir. Kan pıhtılaşması, dolaşım sisteminin acil olarak tamirine ve aşırı kan kaybının önlenmesine yönelik güçlü bir evrimsel uyumdur (kutucuğa bakınız). Pıhtılaşma, tüm omurgalılarda ve bazı omurgasızlarda görülür. Bazı omurgasızlar, aynı amaca yönelik alternatif bir uyuma sahiptirler: güçlü kaslar kasılarak her hangi bir deliği ya da zedelenmiş bölgeyi kapatırlar.

Burada, "tüm kan", "kan plazması" ve "kan serumu" gibi tıbbi işlemlerde, özellikle kan nakillerinde sıklıkla kullanılan terimlere açıklık getirmekte yarar olabilir. Tüm kan, kanın dolaşım sistemi içinde bulunduğu, hiçbir bileşeninin uzaklaştırılmadığı halidir. Kan plazması, içinden hücreler ve kan pulcuklarının çıkartılmış tüm kandır. Kan serumu ise, içinden fibrinojeni çıkmış plazmadır.

ERİTROSİTLER VE İŞLEVLERİ

İnsan kanındaki iki genel hücre tipi, lökositler ve eritrositler, çok farklı amaçlara hizmet ederler. Bölüm 51'de gördüğümüz gibi, lökositler - beyaz kan hücreleri - vücudun toksinlere, enfeksiyonlara ve kanserlere karşı temel savunma görevi yüklenmiş yapılarıdır. Görevlerini sürdürmek amacıyla, özenli bir işbirliği içindedirler. Diğer yandan eritrositler, çok daha basittirler ve sadece verimli bir gaz alış verişinde aracı rolü oynarlar.



30.28 Kan hücrelerinin ve yuvarlarının taramalı elektron mikroskop fotoğrafları
Eritrositler çift içbükey disklerdir. Ortada bir lenfosit kümesi vardır. Lenfositlerin altında büyük bir fagositik makrofaj görülmektedir.

İnsan eritrositleri ya da alyuvarları, çekirdeği olmayan hücreleri andıran, iki taraflı disk şeklinde yapılardır(Şekil 30.28). Normalde kanın her milimetre kübünde bunlardan 5 milyon kadar bulunur. Her ne kadar günlük alyuvar sayısı hayret verici ölçüde değişmez görünürse de sürekli olarak, bazı alyuvarlar parçalanırken yerlerine yenileri yapılır; bir eritrositin normal yaşama süresi 120 gündür. Her saniye, bu dört aylık eritrositlerin 2 milyondan fazlası tahrip edilir. Bu işlem esas olarak, bunların büyük fagositler tarafından yutulduğu karaciğer ve dalakta yer alır. Aynı zamanda, lenf yumrularındaki fagositik hücreler, kandan çıkıp lenfe girmiş olan eritrositler varsa bunları tahrip ederler.

Erişkinlerin eritrositleri kırmızı kemik iliğinde yapılır. Bu yapı, uzun kemiklerin üst uçlarının iç kısmını, kafatası, kaburgalar, ve kalça kemiği gibi yassı kemiklerin orta kısmını doldurur. Her ne kadar memelilerin olgun eritrositleri, çekirdek, mitokondri, Golgi aygıtı ve diğer hücre içi organellerden yoksunlarsa ve bu yüzden canlı hücrelerin birçok özelliğini taşımasalar da, bunlar, kemik iliğinin normal çekirdekli, hızla bölünen bağ doku hücrelerinden köken alırlar. Gelişmelerinin sonuna doğru, çekirdeklerini kaybedip, demir içeren prostetik gruplara sahip bir protein olan kırmızı renkli oksijen taşıyan pigment, **hemoglobine** sahip olurlar. Eritrositler daha sonra dolaşım kanına katılırlar. Memeliler dışındaki omurgalıların olgun eritrositleri, çekirdeklerini korurlar.

Omurgasızların hepsi hemoglobine sahip değildir. Sahip olan bazılarında, hemoglobin, omurgalılarda olduğu gibi hücrelerin içinde yerleşmiştir; fakat birçoğunda plazmada çözünmüş durumdadır. Her ne kadar hemoglobin molekülleri, plazmada da eritrositler içinde olduğu kadar iyi işlev görürse de, hücrelerin ya da korpüsküllerin içinde yerleşmiş olmaları, yüksek metabolik hızlara sahip memelilerde uyumsal bir avantaj sağlar. Böylece kanın birim hacmi başına daha fazla pigment molekülü taşınabilir ve oksijen taşıma kapasitesi de buna uygun olarak artar. Tek bir insan eritrositi normalde 280 milyon kadar hemoglobin molekülü taşır. Eğer bu hemoglobinin tamamı kanda serbest olarak bulunsaydı plazma protein derişimi, şimdikinin yaklaşık üç katı daha yüksek olurdu ki, bu da kan ile doku sıvısı arasındaki ozmotik dengeyi büyük ölçüde etkilerdi. Dolayısıyla, eritrositler, büyük miktarlarda hemoglobini, kanın ozmotik derişiminde nisbeten küçük bir sapmayla, barındırmak için uygun bir yöntemdir.

Hemoglobin içermeyen birçok omurgasız, farklı oksijen taşıyıcı pigmentlere sahiptirler. Bunlar da, hemoglobin gibi, bir metalle proteinin birleşmesiyle oluşmuşlardır. Örneğin birçok yumuşakça ve eklembacaklı, hemosiyanin adı verilen bir pigmente sahiptir. Bu pigmentte demir yerine bakır bulunur. Oksijenlendiği zaman, kırmızı yerine mavi renk alır. Hemosiyanin hiçbir zaman hücrelerin içinde yer almaz, plazmada çözünmüş durumdadır.

HEMOGLOBİN

Hemoglobin ve işbirliğinin rolü Hemoglobin molekülü, birbirinden bağımsız dört polipeptit zincirinden oluşan bir globulin proteinidir (bakınız Şekil 3.29, s.69). Bu dört zincirin her biri, merkezinde bir demir atomu bulunan ve hem adı verilen karmaşık bir prostetik gruba sahiptir (Şekil 30.29). Hayvanların tetramerik hemoglobini, bazı bakterilerde ve bazı (belkide tüm) bitkilerin köklerinde bulunan monomerik ve dimerik formlardan evrimleşmiş gibi görünmektedir.

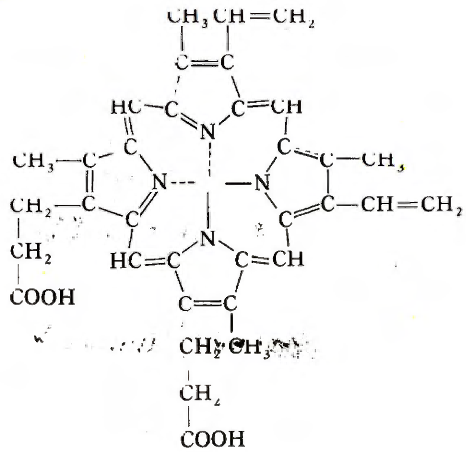
Bölüm 26'da gördüğümüz gibi, en azından bazı bitki hemoglobinleri, kök nodüllerinde bulunan simbiyotik bakterilerdeki azot fikse edici enzimlerin çevresinden oksijeni uzaklaştırmakta kulanılırlar. Bakteriyel hemoglobinin oksijen tutmada ya da düzenlenmesinde nasıl işlev gördüğü henüz bilinmemektedir.

İnsan hemoglobini, protein yapısının analizi için geliştirilen yöntemlerde kullanılan proteinlerden bir tanesiydi. Dört zincirdeki (iki çift, biri α, diğeri β tipinde) amino asit sırası, Almanya'da Münih'deki Max Planck Biyokimya Enstütüsünde çalışan Gerhardt Braunitzer ve New York'daki Rockefeller Enstitüsü'nden William H. Konigsberg ile Robert J. Hill tarafından saptandı. Diğer omurgalıların hemoglobinleri için yapılan benzer saptamalar, bunların birbirlerinden amino asitlerin sayısı ve diziliş sırası bakımından farklı olduğunu ortaya çıkardı. Buna karşın, Cambridge Üniversitesi'nden Nobel Ödülü sahibi M. F. Perutz, X- ışını kristallografi çalışmaları sonucunda, tüm normal hemoglobinlerin temelde aynı üç boyutlu yapıya sahip olduklarını gösterdi. Yine de, bazı kalıtsal kan hastalıklarında, sadece bir ya da iki amino asitteki değişiklik, hemoglobin molekülünün oksijen taşımasını ciddi biçimde aksatan yapısal değişikliklere yol açar. Orak hücreli anemiye yol açan işlevsel bozukluk, tek bir amino asidin bir başkasıyla yer değiştirmesiyle ortaya çıkar (polar bir amino asit olan glutamatın yerine hidrofobik bir amino asit olan valin geçer). Bu değişiklik, hemoglobinin çözünürlüğünü azaltır ve böylece molekül belirli bazı pH düzeylerinde kristalleşme eğilimi gösterir. Bir kere kristalleşirse, hemoglobin artık ne oksijen yükleyebilir ne de oksijeni bırakabilir. Daha da kötüsü, alyuvarlar çökerek, orak biçimini alırlar ve kümeler oluşturarak kılcal damarları tıkarlar.

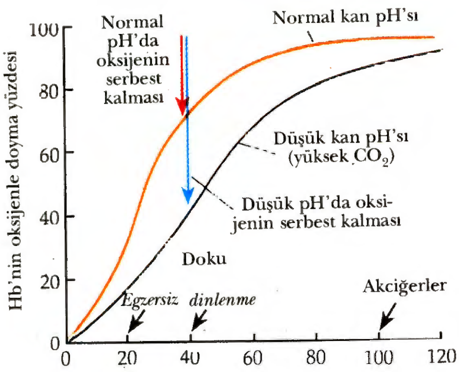
Bekleneceği gibi, iki hayvan birbirlerine akrabalık açısından ne kadar yakınlarsa, bunların hemoglobinleri de o kadar benzerdir. Örneğin insan ve maymun hemoglobinleri, insan ve balık hemoglobinlerine göre çok daha benzerdir. Günümüzde artık açıkca anlaşılmış olan nedenlerle, aynı türün embriyosundaki hemoglobin erişkindekinden bir miktar farklıdır.

Bir hemoglobin molekülündeki dört demir atomundan her biri, molekülün içindeki yapısal ilişkilerden dolayı, bir oksijen molekülüne gevşek olarak bağlanır. Bir hemoglobin (kısaca Hb) molekülünün dört molekül oksijen bağlamasıyla (Hb + $4O_2$) oluşan bileşiğe oksihemoglobin adı verilir.

Hemoglobin, bir allosterik molekül içindeki işbirliğine örnek oluşturur (bkz. s. 86). İlk oksijen molekülünü bağladığı zaman, oksijene olan afinitesini arttıran ve diğer üç oksijen molekülünün bağlanmasını kolaylaştıran yapısal değişiklikler meydana gelir. X-ışınları analizleri göstermiştir ki, önemli değişiklikler, dört polipeptit zincirinin üç boyutlu yapısına (tersiyer yapı) bağlıdır; iki β zincirinin hem grupları birbirlerinden uzaklaşırken, α zincirininkiler birbirlerine yaklaşırlar. Bu yapısal değişikliklerin, hemoglobinin oksijene afinitesini nasıl etkilediği henüz tam olarak açık değildir. Muhtemelen, hem gruplarının komşu amino asitlerin R gruplarına göre değişen konumları, O_2'nin demir atomlarına ulaşmasını kolaylaştırmaktadır. Oksihemoglobinin oluşması ve bu sırada meydana gelen yapısal değişikliklerin etkisiyle, kanın rengi daha da kırmızılaşır. Oksihemoglobinin varlığı nedeniyle arteriyel kan, venöz kana göre daha kırmızıdır.



30.29 Hem grubunun yapısı
Tek bir hemoglobin molekülünde demir taşıyan bu prostetik gruplardan dört adet bulunur.



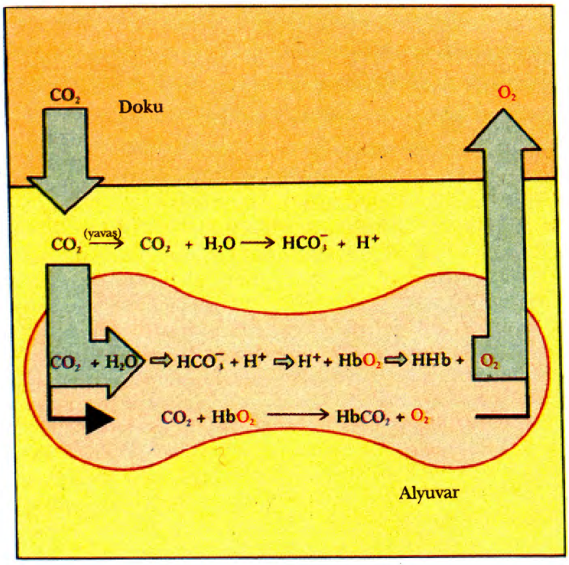
30.30 Normal ve düşük kan pH'larında insan erişkin hemoglobininin ayrışma eğrileri
Eğrilerin doğrusal olmayan şekilleri, işbirliğinin sonucudur. Bu da hemoglobin molekülünün, ilk O_2 molekülünü bağladıktan sonra, oksijene afinitesinin artmasıyla sonuçlanır. Akciğerlerde hemoglobin, oksijenle tamamen yüklü durumdadır. Doku kılcallarında ise oksijen bırakılır. Her iki eğri de açıkca gösteriyor ki, egzersizde olduğu gibi, dokulardaki oksijen derişimi düştüğü zaman, dokuların ihtiyacını karşılamak üzere daha fazla oksijen serbest bırakılır. CO_2 arttığı zaman ve böylece kanın asitliğini arttırdığı zaman (siyah eğri), pH'daki değişme, hemoglobinin bağlama özelliklerini değiştirir ve bu da olağandan daha fazla oksijeni serbest bırakmasına yol açar.

Oksijenin hemoglobin tarafından tutulması ve bırakılması Hemoglobinin oksijenle yaptığı kombinasyonun zayıf olduğunu söylemiştik. Bazı koşullar altında bu kombinasyon oluşur, diğer bazı koşullarda ise bozulur. Akciğerlerdeki koşullar oksihemoglobin oluşması yönünde olmalıdır. Sistemik dolaşımın kılcal damar ağında ise O_2'i yükleyeceğini ya da bırakacağını belirleyen kritik koşul, hemoglobinin bulunduğu ortamdaki O_2'nin kısmı basıncıdır[4]. O_2'nin kısmı basıncı yüksekse hemoglobin O_2 bağlar; O_2'nin kısmi basıncı düşükse hemoglobin O_2'i serbest bırakır. Bu, çevrede nisbeten yüksek O_2 yüzdesi olduğunda hemoglobinin O_2'i yüklediğini ve bu yüzde düşük olduğundan da bıraktığını söylemenin bir diğer yoludur. Kuşkusuz akciğerlerin alveollerinde nisbeten yüksek bir O_2 kısmi basıncı varken, sistemik dolaşımın kan götürdüğü ve O_2'nin hücresel solunumda kullanılmakta olduğu dokulardaki kısmi O_2 basıncı nisbeten düşüktür. Bunun sonucunda akciğer kılcallarındaki hemoglobin O_2'i tutma eğilimi gösterirken, sistemik dolaşım kılcallarındaki ise O_2'i serbest bırakır.

Şekil 30.30, kandaki farklı kısmi O_2 başınçlarında insan hemoglobininin O_2'le doymuşluk yüzdelerini gösteriyor. Kısmi basınç düştükce, oksihemoglobinin hemoglobin ve O_2'e ayrışma eğilimi de artar- bu yüzden bu tip bir grafiğe "ayrışma eğrisi" adı verilir. Görebileceğiniz gibi, kan pH'sı normalken (renkli eğri) hemoglobin, akciğerlerdeki doku sıvısındaki kısmi O_2 basıncına eşit basınçta (100 mm Hg) O_2'ce yaklaşık yüzde 98 doymuştur. Buna karşın, dinleme durumunda dokulardaki kısmi O_2 basıncında (40 mm Hg) ise sadece yaklaşık yüzde 68 doymuşluk gösterir. Aradaki fark (yüzde 30) hemoglobin tarafından dinlenme durumundaki dokulara taşınıp serbest bırakılan yaklaşık O_2 yüzdesini temsil eder. Bu durumda, gördüğümüz gibi, bu gibi koşullar altında oksihemoglobin, O_2'ninin yarısından azını dokulara bırakmakta, buna karşın venöz kan hala çok miktarda O_2 içermektedir. Egzersiz sırasında, kas hücreleri tarafından O_2 kullanılmasının daha da hızlanması, O_2'nin dokulardaki kısmi basıncının 20 mm Hg, hatta daha da altındaki düzeylere inmesine yol açar. Bunun sonucunda oksihemoglobin, O_2'nin daha fazlasını dokulara bırakır ve venöz kanın doymuşluğu yüzde 25'e kadar düşebilir ki, bu da, bu koşullar altında oksijenin yüzde 75'inin dokulara verilmiş olduğu anlamına gelir.

Hemoglobin ayrışma eğrisinin S biçimi, O_2 bağlamadaki işbirliği faktörünün bir sonucudur. Çok düşük O_2 basınçlarında eğri yavaşca yükselir; çünkü ilk O_2 molekülünün bir hemoglobin molekülüne bağlanması zordur. Fakat bu ilk moleküller bağlandıktan sonra, sonraki O_2'lerin bağlanması kolay olur ve eğri dik bir biçimde yükselerek, hemoglobin, O_2'ce neredeyse tamamen doyunca, bir platoya erişir. S şeklindeki bir eğriye göre, hemoglobin doymuşluğunun O_2'nin kısmi basıncına göre değişmesi gerektiği, O_2'nin dokulara bırakılması bakımından önemli işaretler taşır. Eğrinin en dik bölümünün doku sıvısındakine eşit kısmi O_2 basıncı aralığında olduğuna

[4]Bir sıvı içinde çözünmüş bir gazın kısmi basıncı, onun, gözlenen derişimde, sıvı içinde çözünmesi için üzerine uygulanması gereken basınç miktarını ifade eder. Bir gazın kısmi basıncının genel bir tanımı için sayfa 805'e bakın.



30.31 Doku kılcallarındaki gaz alış verişini özeti CO_2'nin kısmi basıncının yüksek olduğu (dolayısıyla pH'nın düşük olduğu) ve O_2'nin kısmi basıncının düşük olduğu dokularda, CO_2 plazmaya geçer ve (okların nisbi kalınlıklarının belirttiği gibi) esas olarak alyuvarların içine difüze olup, büyük kısmı burada bikarbonata dönüştürülür. Bu yolla serbest kalan hidrojen iyonları, hemoglobinin kuvarterner yapısının normal hemoglobininkinden (Hb) asit hemoglobininkine - bir hidrojen iyonuna bağlanmış hemoglobin (HHb)- değişmesine yardımcı olurlar. Sonuçta molekül, oksijene olan afinitesini büyük ölçüde kaybeder. Dolayısıyla O_2, serbest kalarak plazmaya difüze olur ve buradan da dokulara geçer. Akciğer kılcallarında ise kısmi basınçlardaki ve pH'daki durum tersine döner ve tüm bu reaksiyonlar ters yönde meydana gelir. Şeklin aynı zamanda belirttiği gibi, küçük bir miktar CO_2 doğrudan hemoglobine bağlanır ve daha da küçük bir miktar CO_2 doğrudan kanda çözünür.

dikkat ediniz. Bu aralıkta, basınçtaki sadece küçük bir düşüş bile (dinlenme durumundan egzersiz durumuna geçişte olduğu gibi), oksihemoglobinden büyük miktarlarda O_2'nin serbest bırakılmasıyla sonuçlanır. Örneğin bir önceki paragrafta tartışıldığı gibi, basıncın 40 mm'den 20 mm'ye düşmesi, serbest bırakılan toplam O_2 yüzdesinin 30 civarından 73 civarına çıkması demektir.

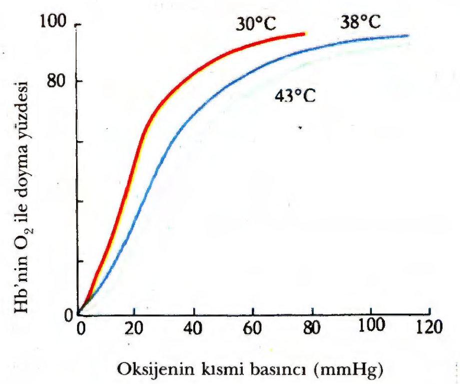
Hemoglobinin O_2'ye afinitesi, pH'dan oldukça etkilenir; çünkü H^+iyonları hemoglobin için negatif allosterik düzenleyiciler gibi etki ederler. Hücreler tarafından metabolik atık olarak üretilen CO_2, vücudun büyük bölümünde doku sıvısı içinde bol miktarda bulunur. Suyla birleşerek karbonik asit (H_2CO_3) oluşturur; bu da H^+ ve bikarbonat (HCO_3^-) iyonlarına ayrışır. Alyuvarlarda su ve CO_2 arasındaki reaksiyonu önemli ölçüde hızlandıran bir enzim olan karbonik anhidraz bulunduğundan, bikarbonatın çoğu eritrositlerde yoğunlaşmıştır (Şekil 30.31). Sonuç, asitlikte artıştır- yani alyuvarlarda H^+ konsantrasyonunda artış:

$$CO_2 + H_2O \rightleftharpoons H^+ + HCO_3^-$$

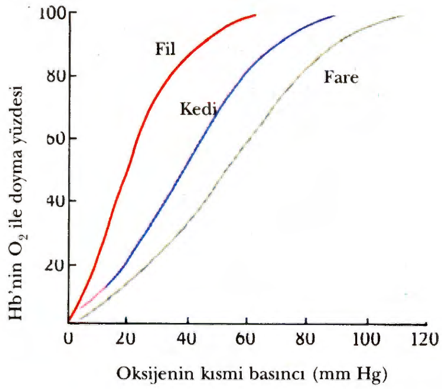
Bu nedenle, sistemik dolaşımın kılcalları içindeki hemoglobin, asit bir çevreyle karşılaşır. Böyle bir ortamda O_2'ne afinitesi azalır ve dolayısıyla taşıdığı O_2'i kolaylıkla serbest bırakır (Şekil 30.30, siyah eğri). Böylece, atık ürün CO_2, hemoglobinin akciğerlerde O_2 yüklemek ile diğer dokularda bunu bırakmak arasında değişmesini sağlamakta önemli bir düzenleyici rol oynar.

pH'nın olduğu kadar sıcaklığın da kan pigmentlerinin O_2 afinitesi üzerinde etkisi vardır. Şekil 30.32'de gösterildiği gibi, hemoglobin, O_2'i yüksek sıcaklıklarda daha kolay bırakır. Örneğin fazla O_2'ne ihtiyaç duyulan ağır egzersiz sırasında, kaslarda olduğu gibi.

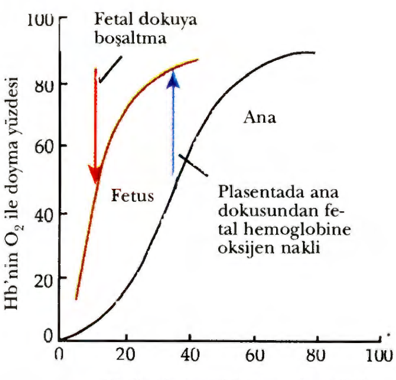
Farklı hemoglobinlerin özellikleri Memelilerin hemoglobin ayrışma eğrileri arasında türe bağlı farklılıklar görülür. Küçük hayvanlar için olan eğriler, daha büyük hayvanlar için olanların genellikle sağındadır (Şekil 30.33). Kuşkusuz, daha yüksek bir metabolik hıza sahip



30.32 Sıcaklığın insan hemoglobinin oksijene afinitesi üzerindeki etkisi
Daha yüksek sıcaklıklarda hemoglobinin ayrışma eğrisi sağa kayar. Fizyólojik terimlerle ifade edilirse, hemoglobinin O_2'ye afinitesi azalır ve dolayısıyla belirli bir kısmi basınçta daha fazla oksijeni serbest bırakır.



30.33 Farklı hayvanların hemoglobinleri için ayrışma eğrileri
Genelde, hayvan ne kadar küçükse eğri o kadar sağda yer alır. Bunun anlamı, yüksek metabolik hıza sahip olan ve buna uygun olarak O_2 ihtiyacı fazla olan küçük hayvanların oksijeni kolaylıkla serbest bırakacak hemoglobine sahip olmalarıdır.



30.34 İnekte fetal ve maternal hemoglobinler için ayrışma eğrileri
Fetal hemoglobin, maternal hemoglobine göre daha yüksek bir O_2 afinitesine sahip olduğu için, maternal hemoglobinden O_2 alabilir.

olan ve dolayısıyla dokuları birim zamanda daha fazla O_2'ye ihtiyaç duyan küçük hayvanlar için, oksihemoglobinlerinin daha kolay ayrışması bir avantajdır.

Metabolik hızı çok yüksek olan kuşlar için olan eğri, böyle aktif hayvanlarda bekleneceği gibi memelilerin eğrisinin sağında yer alır. Soğukkanlı hayvanların eğrileri ise genellikle sıcakkanlı hayvanlarınkinin solundadır. Bunlarda metabolik hızın düşük olması nedeniyle dokularının O_2'ye ihtiyaç duyma hızı daha düşüktür ve çok kolay ayrışabilen bir oksihemoglobine daha az ihtiyaç duyarlar. Balıklar için bir başka sorun daha vardır. Bu da, sudaki oksijen derişiminin havadakinden çok daha düşük olmasıdır. Bir hayvanın hemoglobininin oksijen afinitesi, çevredeki oksijenin elde edilebilirliği (ki hemoglobin oksijen tutabilsin) ile dokulardaki düşük derişim (ki hemoglobin burada oksijeni bıraksın) arasında bir yerde olmalıdır. Dolayısıyla, eğer su havaya göre daha düşük bir oksijen derişimine sahipse, balıkların (ve sucul amfibilerin) hemoglobinlerinin oksijen afiniteleri yüksek olacaktır ve dokulardaki oksijen derişimi, ister istemez çevredeki sudakinden de düşük olacaktır. Dokulardaki bu oksijen azlığı, balıkların ve deri solunumu yapan amfibilerin metabolik hızlarını sınırlayan faktördür.

Daha önce belirttiğimiz gibi, insan fetal hemoglobini, kimyasal olarak ergin hemoglobinden biraz farklıdır. Şekil 30.34, fetal hemoglobinin O_2'ye afinitesinin ergin hemoglobininkine göre daha fazla olduğunu gösteriyor.[5] Bu farklılığın adaptasyon yönünden önemi açıktır. Fetus, O_2'yini doğrudan havadan değil, annenin kanından alır. Eğer fetusun hemoglobini O_2'yi annenin hemoglobininden alacaksa, daha yüksek bir O_2 afinitesine sahip olmalıdır; annenin hemoglobininin oksijeni kolaylıkla bıraktığı kısmi basınçlarda O_2'yi tutabilmelidir.

İnsan fetusu, O_2'yini düzenli olarak soluduğumuz havadakinden daha düşük bir kısmi O_2 basıncına sahip bir ortamdan sağlamak zorunda olan bir organizma örneği oluşturur. Güney Amerika laması ve vikunya gibi hayvanlar, kısmi O_2 basıncının deniz düzeyindekine göre önemli ölçüde düşük olduğu yüksek dağlarda (eğer yüksek yerlerde nefes darlığı çekmişseniz bilirsiniz) yaşarlar. Dolayısıyla, bu hayvanların, insan fetusunda olduğu gibi, nisbeten yüksek O_2 afinitesi olan hemoglobine sahip olduğunu bilmek sürpriz olmaz. Bunların ayrışma eğrileri, ortalama memelilerinkinin solunda yer alır. Bu da, bunların hemoglobinlerinin daha kolay oksijen bağlayabilmesi demektir.

Lama ve vikunya, kendilerini yüksek irtifalarda yaşamaya uyum sağlayan genetik olarak belirlenmiş bir hemoglobin tipi evrimleştirmişlerdir. Fakat bir insan, bir koyun, bir köpek ya da bir tavşan gibi, yüksek irtifaya çıkartılan bir hayvan için durum ne olacaktır? Biliyoruz ki böyle bir hayvan, sonunda yeni ortamına uyum sağlayacak ve bundan sonra, başlangıçta karşılaştığı ciddi nefes darlığı sorununu yaşamayacaktır. Acaba böyle bir hayvanın hemoglobini değişir mi? Cevap "hayır" dır. Bir hayvanın genleri ve bunların belirlediği hemoglobin, sadece çevre değiştirmekle değişmez; uyum sağlamak, başka işlemleri içerir. Örneğin Tablo 30.2, yüksek irtifalara uyum sağlamış insan, koyun, köpek ve tavşanların, kanın birim hacmi başında,

[5]İzole edilmiş ergin ve fetal hemoglobinler aynı O_2 afinitesine sahiptirler. Fakat canlı hayvanda, ergin hemoglobini, 2,3 - difosfogliserat adlı bir maddeyi bağlama eğilimi daha yüksektir. Bunun sonucunda da O_2 bağlama eğlimi daha azdır.

normalde deniz düzeyinde taşıdıklarından daha fazla eritrosit taşıdıklarını göstermektedir. Bu, görünürde, vücudun dokulara ulaşan O_2'deki azalmaya karşı gösterdiği en azından iki farklı tepkinin bir sonucudur. Bunlardan birincisi, dalak ve deri kılcalları gibi bölgelerde depo edilmiş olan eritrositlerin genel dolaşıma sokulmalarıdır. İkinci olarak, böbrekler tarafından üretilen hormon benzeri bir maddeye cevap olarak, kırmızı kemik iliği daha aktif hale gelir ve daha yüksek bir hızda eritrosit üretir. Böylece bu hayvanlar, alyuvar sayısında artış sağlamak yoluyla, yüksek irtifalardaki düşük kısmi O_2 basıncı sonucunda hemoglobin doymuşluğunda meydana gelen düşüşü kısmen karşılarlar. Bu arada, yüksek irtifalara uyum yapmış hemoglobine sahip olan vikunyanın, alyuvar sayısı bakımından, deniz düzeyi ile yüksek irtifa arasında az fark gösterdiğine dikkat edin.

Oksijenin yanısıra, hemoglobine gevşek olarak bağlanan başka gazlar da vardır. O_2'den bile kolay bağlanan bir tanesi karbon monoksittir (CO). Isıtma ve pişirmede kullanılan kömür dumanında, otomobillerin egzos gazında ve tütün dumanında bulunan bu gaz, tehlikeli bir zehirdir; çünkü, havadaki kısmi basıncı nisbeten düşük bile olsa, o kadar yüksek yüzdede bir hemoglobin bağlar ki, geri kalanlar dokulara yeteri kadar O_2 taşıyamazlar. Dolayısıyla, karbon monoksite maruz kalma sonucunda, ciddi asfiksiyasyon (görmede, işitmede ve düşünmede bozukluklar) belirtileri ve hatta ölüm meydana gelebilir. Kalıcı beyin hasarı da sık görülen bir sonuçtur.

TABLO 30.2 *Korpüsküller tarafından işgal edilen kan hacmi yüzdesi* [a]

Hayvan	*Yükseklik*	*Korpüsküller*
İnsan	Deniz düzeyi	%46
	6,360 m	60
Koyun	Deniz düzeyi	35
	4,700 m	50
Köpek	Deniz düzeyi	35
	5,540 m	50
Tavşan	Deniz düzeyi	35
	5,340 m	57
Vikunya	Deniz düzeyi	30
	4,700 m	32

[a] C.L.Prosser and F.A.Brown, Comparative Animal Physiology, Saunders, 1961'den.

ÇALIŞMA SORULARI

1. Amfibilerde, oksijenlenmiş kanın dağılımını, deri solunumuna izin verecek şekilde yeniden tasarlayın. İşe karışan kan kimyasını göz önüne alarak, tamamen bölmelere ayrılmış bir kalp, amfibi için yararlı olur mu? Yoksa sucul hayvanlar oldukça inaktif oldukları için kanın karışması tolere edilir mi? (sayfa 848-49)
2. Hemoglobin, oksijeni, kaslarda oksijen dapolayıcı monomer miyoglobine aktarır. Miyoglobinin ayrışma eğrisi nasıl olmalıdır? (sayfa 876-78).
3. Hangi koşullar altında hızlı soluma/terleme verimsiz, hatta tehlikeli olur? Hayvanlar hangi davranışsal önlemleri almalıdırlar? (sayfa 866-68).
4. Bazı atletler, deniz düzeyinde yapılacak yarışmalara yüksek irtifalarda hazırlanırlar. Bu, hangi tipte olaylar için akıllıca bir strateji olabilir? (sayfa 878-79)
5. Aynı anda meydana gelen (concurrent) değiş tokuşun kabul edilebilir her hangi bir fizyolojik yararı var mıdır? (sayfa 865-68)
6. Asit yağmurları, balıkların gaz değiş tokuş kimyasını nasıl etkileyebilir? Göllerdeki termal kirlenmenin ya da sera etkisinin etkileri neler olabilir?

BÖLÜM İLE İLGİLİ KAVRAMLAR

• Açık dolaşım sistemlerinin çalışması
• Kara omurgalılarının kapalı sistemlerindeki genel akış düzeni
• Kalpler
Balıklarda çalışması, yapısı (tasarımı) ve avantajları

amfibilerde
sürüngenlerde
memelilerde
İnsan kalbinin anatomisi ve akış düzeni
Kasılmaların düzeni ve kontrolü
•Damarlar
Arterler-venler
anatomileri
akımın kontrolü
Kılcallar ve kılcal damar ağları
anatomileri
besin ve gaz değiş tokuşundaki rolleri
akımın kontrolü
Lenfatik sistem
•Sıcaklık düzenlenmesi
Metabolik hız ve vücut büyüklüğü
Homoitermi ve poikiloterminin bedel ve yararlarının karşılaştırılması
Isınma stratejileri
Isı kaybetme stratejileri
Sıcaklık koruma stratejileri
•Kan
Bileşenleri
hücreler ve kan pulcukları
plazma
Pıhtılaşma
•Hemoglobin
Oksijen bağlamada işbirliği
Gaz değiş tokuşunun kimyası
S şeklindeki eğrinin önemi
kısmi basıncın rolü
pH'nın rolü (CO_2 derişimi)
en önemli O_2/CO_2 reaksiyon yolu türe ve yaşa özgü özellikler sıçaklığın etkisi

ÖNERİLEN KAYNAKLAR

ADOLPH, E. F., 1967. The heart's pacemaker, *Scientific American* 216 (3). (Offprint 1067) *How nodal tissue regulates the fundamental rhythm of the heart.*

KILGOUR, F. G., 1952. William Harvey, *Scientific American* 186 (6).

LAWN, R.M., and G. A. VEHAR, 1986. The molecular genetics of hemophilia, *Scientific American* 254 (3). *Insights into how clotting works from studies of "bleeders."*

LILLYWHITE, H.B., 1988. Snakes, blood circulation, and gravity, *Scientific American* 259 (6). *Interesting comparison of circulatory adaptations of aquatic, terrestrial, and arboreal snakes.*

MAYERSON, H. S., 1963. The lymphatic system, *Scientific American* 208 (6). (Offprint 158)

PERUTZ, M.F., 1964. The hemoglobin molecule, *Scientific American* 211 (5). (Offprint 196) *The research that revealed the structure of hemoglobin, described by the major figure in that work.*

PERUTZ, M. F., 1978. Hemoglobin structure and respiratory transport, *Scientific American* 239 (6). (Offprint 1413)

ROBINSON, T.F., M. FACTOR, and E. H. SONNENBLICK, 1986. The heart as a suction pump, *Scientific American* 254 (6).

WOOD, J. E., 1968. The venous system, *Scientific American* 218 (1). (Offprint 1093) *How the constriction and dilation of veins help determine the distribution of blood in the human body.*

ZAPOL, W. M., 1987. Diving adaptations of the Weddell seal, *Scientific American* 256 (6). *On the many specializations in this mammal's circulatory system that permit lengthy dives to great depths.*

ZWEIFACH, B. W., 1959. The microcirculation of the blood, *Scientific American* 200 (1). (Offprint 64) *On capillaries, arterioles, and venules.*

VÜCUT SIVILARININ DÜZENLENMESİ

Ondokuzuncu bölümde ele alındığı gibi, birçok kanıt, biyologları yaşamın kökeninin ilkin denizlerde başladığı sonucuna götürmüştür. Deniz suyu, tatlısu ve hava gibi temel çevresel ortamlardan, en fazla kararlılık göstereni deniz suyudur. Sıcaklık, tuz derişimi ve asitlik gibi önemli özellikleriyle denizler, geniş jeolojik zaman aralıklarında oldukça az dalgalanma göstermiş olmaları nedeniyle büyüme ve gelişme için kararlı bir ortam sağlamışlardır. Bunun ötesinde ilkin denizler, dünyanın çevresinde koruyucu ozon (O_3) tabakası oluşuncaya kadar, yaşamın öncüsü olan canlıları UV'nin zararlı etkilerinden korumuş olmalıdırlar.

Bu durumda ilkel hücrelerin sitoplazmalarının, içinde bulundukları deniz suyu ile ortak özellikler göstermeleri ve deniz suyu koşulları ile sıkı bağlantı gösteren bir yaşam geliştirmeleri şaşırtıcı değildir. Vücut hücrelerine oransal olarak sabit bir ortam sağlayan doku sıvısı, kan ve benzeri vücut sıvılarının gelişmesini de içeren çok hücreli ve karmaşık yapılı deniz canlılarının evrimi ve ilkel deniz hayvanlarının vücut sıvılarının, yaşamın beşiği olan deniz suyuna birçok yönden benzerlik göstermesi şaşırtıcı değildir.

Zaman geçtikçe ve evrim devam ettikçe, farklı canlıların vücut sıvıları da diğer özellikleri gibi farklı şekillerde evrimleşmiştir. Örneğin, günümüzde, deniz hayvanlarının vücut sıvılarının bileşimi, denizlerde yaşayan diğer canlılarınkine daha çok benzerlik gösterir-

TABLO 31.1 *Deniz suyunda ve vücut sıvılarında bulunan iyonların derişimleri (milimol/litre)*[a]

	Na+	K+	Ca++	Mg++	Cl-
Deniz suyu	470	9.9	10.2	53.6	548
Deniz omurgasızları					
Denizanası (*Aurelia*)	454	10.2	9.7	51.0	554
Denizkestanesi (*Echinus*)	444	9.6	9.9	50.2	522
Istakoz (*Homarus*)	472	10.2	15.6	6.8	470
Yengeç (*Carcinus*)	468	12.1	17.5	23.6	524
Tatlısu omurgasızları					
Midye (*Anodonta*)	14	0.3	11.0	0.3	12
Kerevit (*Cambarus*)	146	3.9	8.1	4.3	139
Kara hayvanları					
Hamamböceği (*Periplaneta*)	161	7.9	4.0	5.6	144
Balarısı (*Apis*)	11	31.0	18.0	21.0	?
Japon böceği (*Popillia*)	20	10.0	16.0	39.0	19
Tavuk	154	6.0	5.6	2.3	122
İnsan	140	4.5	2.4	0.9	100

[a] Bu tablo, C.L. Prosser ve F.A. Brown'ın *Comparative Animal Physiology*, Saunders, 1961 kitabındaki daha geniş bir tablo esas alınarak çizilmiştir.

ken, tatlısu ya da karada yaşayan canlıların vücut sıvıları ile belirgin bir farklılık gösterir; bitkilerde bu farklılık zaten çok açıktır. Bütün bu farklılıklara karşın, Tablo 31.1'de de görüldüğü gibi bütün bu sıvıların birçok ortak özelliği vardır. Cambridge Üniversitesi'nden Ernest Baldwin'in dediği gibi, hücrelerin yaşamasına olanak veren koşullar, yaşamın başlamasından bu yana çok sınırlıdır ve oldukça az değişme göstermiştir.

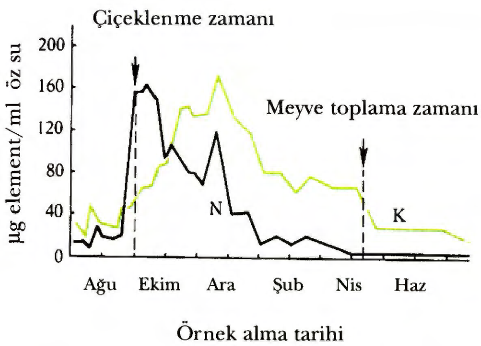
Tüm canlı varlıklar, hücrelerin yaşamasına olanak veren bir sıvı ortam içinde yaşamlarını sürdürmek zorundadır. 19. y. y'ın önemli fizyologlarından Claude Bernard tarafından ifade edildiği gibi: *"Değişen dış koşullar altında yaşamı sürdürebilmek için, sabit bir iç sıvı ortam ön koşuldur."* Bu nedenle vücut sıvılarında homeostasizi sağlamak için, canlılar çeşitli mekanizmaları geliştirmek üzere farklı şekilde evrimleşmişlerdir. Bu mekanizmalar, hücre içinde kimyasal homeostasizin devamını sağlayan hücre zarının aktivitesini içerir ve destekler.

BİTKİLERİN HÜCRE DIŞI SIVILARI

Çok hücreli deniz algleri, çok hücreli deniz hayvanlarından, en belirgin olarak, hücrelerin içinde bulunduğu sıvı ortamın özellikleriyle ayrılırlar. Doku sıvısı, lenf ve kan plazmasını içeren hücre dışı sıvı, karmaşık yapılı bir hayvanın vücut sıvılarının yaklaşık olarak %50'sini oluşturur. Hücrelerin içinde bulunduğu hücre dışı sıvı, dış ortamdaki sulardan hücresel engellerle ayrılır ve hem hücre içi sıvıdan hem de bu çevredeki sudan farklı bir bileşime sahiptir. Tersine çok hücreli bir algin sıvı içeriğinin büyük çoğunluğu, hücre içi sıvıdır. Alglerin hücre içi boşluklarını dolduran bu sıvı, çevresindeki sularla bir bütünlük gösterir ve ayrı olarak düşünülemez. Bu durumda bir alge ait sıvı, bir hayvanın kanı ve doku sıvısıyla analog bir yapıya sahip değildir. Bu nedenle hem hücre içi hem de hücre dışı sıvı bileşi-

mini düzenlemek zorunda olan hayvanların aksine, alg sadece hücre içi sıvı bileşimini düzenlemek zorundadır.

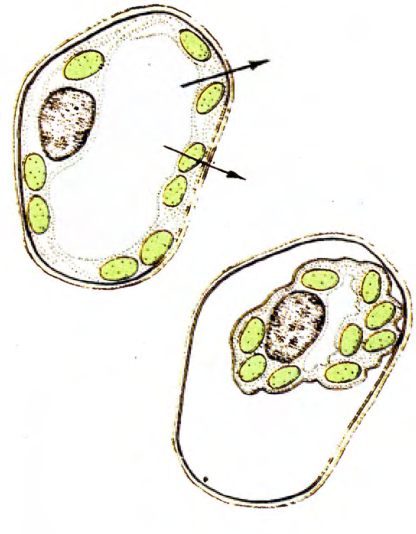
Buna benzer bir farklılık, bir hayvan ve damarlı, büyük bir kara bitkisi arasında da vardır. Açıkçası böyle bir bitkinin hücre dışı sıvısı daha çok ksilem sapı ve apoplastlardaki su şeklindedir. Fakat bu sıvı, çevresel sulardan, hayvanlardaki doku sıvısı ve kan kadar farklı değildir. Hatırlayacağınız gibi su, kökün dış kısmından daha içerilere doğru, hiçbir zarsal engelle karşılaşmaksızın, hücre duvarlarını geçerek hareket eder. Bitki gövdesinin ne kadar iç kısımlarında olursa olsun, bitki hücrelerinin doğrudan içinde bulunduğu sıvının büyük kısmı çevresel sularla devamlı ilişkidedir ve bu nedenle çevresel ortamdan zarsı engellerle ayrılmış olan hayvan doku sıvılarıyla tam bir benzerlik göstermez. Bu da demektir ki, bitkinin hücre dışı sıvılarının büyük çoğunluğunun bileşimi, hayvanlardaki kan ve doku sıvısı gibi düzenlenemez. Endodermisin zarsı engelleriyle dış sulardan ayrılan ksilem öz suyunun bileşimi bile, bitkinin sağlık durumu ve mevsim gibi dış çevresel koşullara bağlı olarak büyük iniş çıkışlar gösterir (Şekil 31.1).



31.1. Yeni Zellanda'da elma ağaçlarının ksilem sıvılarındaki azot ve potasyum derişimlerindeki yıllık dalgalanmalar.
Her iki madde de görülen dalgalanmalar bitkilerin tolere edebileceğinden çok fazladır.

Bununla birlikte, içinde yaşamın ortaya çıktığı, dalgalanmalar göstermeyen deniz suyu ile tamamen aynı özellikte olan ve hücrelerinin içinde yer aldığı bu sıvının bileşimini deniz alglerinin düzenlenmesine neden gerek duymadığını anlamak kolaydır (günümüzde deniz suyu, geçmişe göre daha farklı bir bileşim gösterse de bu değişiklikler öyle yavaş meydana gelmektedir ki, denizlerde yaşayan organizmaların değişen ortama uyum sağlayabilmeleri için yeterli zamanları vardır). Fakat hücre dışı sıvıları, hayvanların doku sıvısı ve deniz alglerinin içinde bulundukları deniz suyundan daha fazla dalgalanma gösteren tatlısu ya da karada yaşayan bitkiler için durum nedir?

Karada ve tatlısuda yaşayan bitki hücrelerinin içinde bulunduğu sıvının bileşiminde meydana gelen büyük dalgalanmalara nasıl karşı koyabildikleri henüz tam olarak anlaşılmamış olmakla birlikte, kısmen açıklanabilir. Ozmotik derişimi kendisininkine benzeyen sıvılar içinde gelişen tipik hayvan hücresinin aksine, kara ve tatlısu bitki hücresi hemen her zaman hücre bileşiminden çok daha seyreltik ortamlarda bulunur. Diğer bir deyişle, bitki hücreleri, içinde bulundukları sıvıdan kesinlikle daha hipertoniktir. Bu durumda eğer fazla suyu dışarı atacak özel bir mekanizma olmazsa, bir hayvan hücresi ozmozla kendini patlatacak kadar su alıp şişebilir; fakat bir hücre duvarı ile çevrilmiş bitki hücrelerinde, hücre daha fazla su aldıkça ve şişkin duruma geldikçe, hücre duvarı parçalanmaya karşı bir direnç gösterir. Hücre duvarının, suyun ozmozla içeri girme eğilimi kadar büyük bir direnç göstermesinin sonucunda, bitkinin daha fazla su alması mümkün olamaz.



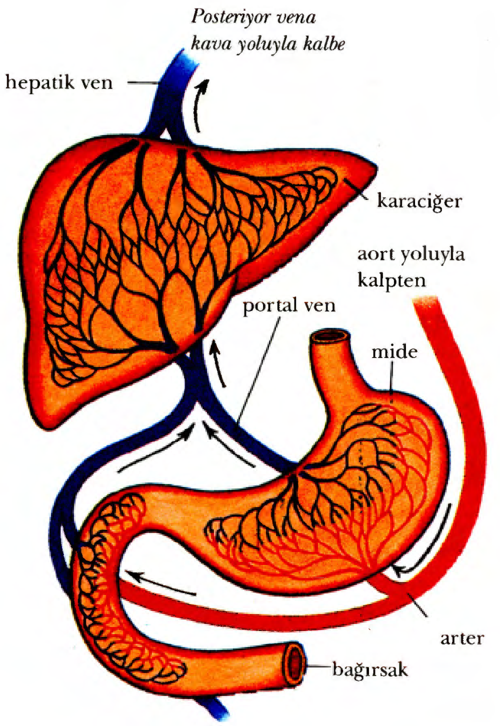
31.2 Plazmoliz
Hipertonik bir ortama konulan bir bitki hücresi (solda) o kadar fazla su kaybeder ki, büzülür ve hücre duvarından içeri doğru uzaklaşır (sağda).

Görüyoruz ki, bitki hücresi, etrafını çevreleyen sıvının ozmotik derişimi hücre içeriğinden daha seyreltik kaldığı sürece yani sıvı, hücreye oranla daha hipotonik kaldığı sürece belirtilen değişikliklere dayanabilir. Eğer dış ortam sıvısı, hücreye göre daha hipertonik olmaya başlarsa, hücre o kadar çok su kaybeder ve küçülür ki, hücre duvarından içeriye doğru büzülür, bu olaya da ***plazmoliz*** denir (Şekil 31.2). Bitkilerde hücre duvarının bulunması ve hayvanlarda bunun olmayışı, her birinde tuz ve su dengesini ayrı ayrı gündeme getirir.

Bitki hücrelerinin içinde bulunduğu sıvının ozmotik derişiminden çok daha büyük değişikliklere dayanabileceklerini ifade etmek,

onları çevreleyen ortamdaki değişikliklerden etkilenmeyecekleri anlamına gelmez. Bu tür değişiklikler zaman zaman bitki sağlığı ve gelişmesinde önemli etkiler gösterir. Fakat bu etkiler, ozmotik dengedeki farklılıktan çok, bitkinin kimyasal yapısındaki değişikliklere dayandırılabilir.

Kara hayvanları gibi, kara bitkileri de sıklıkla buharlaşma nedeniyle fazla su kaybına yol açan koşullarla karşı karşıya kalabilirler. Bitkilerin kuraklığa karşı koyabilmek için geliştirdikleri bazı uyumlarından söz ettik yani, dış yüzeyi kaplayan kütikula, kilit hücreleriyle stomal açıklıkların düzenlenmesi, çok kurak bölgelerde yaşayan bazı bitkilerde gözeneklerin derinde yer alması gibi. Bazı bitkiler kuraklığa çok az tolerans gösterirler, bu bitkilerde hücreler turgor durumlarını kaybeder, bitki solar ve topraktaki nem de yetersiz hale gelirse ölür. Gölge bitkileri bu sınıfa girer. Yosun, liken ve eğreltiotu gibi bazı bitkilerin hücreleri kalıcı hasarlara uğramaksızın su kaybedebildikleri için, kuraklığa dayanıklıdırlar. Diğer bitkiler, çok kalın bir kütikula, az miktarda stoma ve düşük yüzey-hacim oranına sahip olmalarından dolayı, çok miktarda su depolayabildikleri ve buharlaşma ile az su kaybettikleri için kuraklığa uzun süre dayanabilirler. Kaktüs ve diğer etli yapraklı çöl bitkileri bunlara iyi birer örnektir. 29. Bölümde de gördüğümüz gibi, diğer bitkiler, emilim kapasitesini arttıran, gelişmiş ya da derinlere uzanan kök sistemlerini de içeren, koruyucu mekanizmalarıyla kuraklığa dayanıklılık gösteren yapılara sahiptirler.



31.3. Hepatik portal dolaşım
Sindirim kanalı ve mide kılcal damarlarından gelen kan, portal ven tarafından karaciğerdeki ikinci bir kılcal damar ağına taşınır. Bu, daha sonra, hepatik ven yoluyla, posteriyor vena kavaya ve buradan da kalbe akar.

OMURGALI KARACİĞERİ

İnsan gibi karmaşık bir omurgalı hayvanın vücut içi sıvılarının bileşimini nispete değişmez tutmada karşılaşılan problemlere ilk örnek olarak, bir yemekten kısa süre sonra bağırsak kılcal damarlarını terkeden kan verilebilir. Sindirim ince bağırsaklarda olur ve sindirim ürünleri büyük miktarlarda bağırsak villusu kılcallarının içine girer. Kılcallardan ayrılan kan, basit şekerler ve amino asitler gibi bileşenleri, dolaşım sisteminin her hangi bir yerindeki kan damarlarından daha fazla içermektedir. Eğer bütün bu maddelerin kana geçişleri kontrol edilmezse, bunların kandaki ve vücut sıvılarındaki bileşimleri değişir ve hücre için nispeten sabit olması gereken ortam oluşturulamaz.

Omurgalı hayvanlarda homeostazisin sağlanması gibi önemli bir sorunun çözümünde karaciğer çok önemli rol oynar. Bilindiği gibi, bağırsak ve mide kılcallarından gelip vena kavaya (alt ana toplardamar) boşalmayan kan, ***portal ven***de (kapı toplardamarı) toplanıp, karaciğere gider ve burada kılcal damar ağıyla (ya da sinuslar) karaciğer dokusuna yayılır (Şekil 31.3). Karaciğer, kanın kalbe dönmeden önce geçtiği ikinci kılcal damar seti olan dört yerden biridir;[1] bunun dışında kalan kan dolaşımlarında, sadece tek bir kılcal damar ağı içinde yer alır.

[1] Bunlardan biri, son bölümde tartışılan ısı alış veriş ağıdır. Daha sonra ele alınacak olan diğerleri ise böbrek ve hipofiz bezidir.

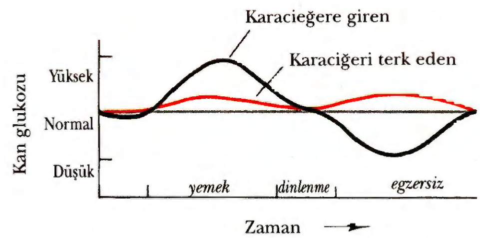
Karaciğerin kan şeker düzeyinin ayarlanmasındaki rolü Bir yemekten sonra, normalden fazla glukoz derişimine sahip kan, portal ven yoluyla karaciğere gelir. Bu koşullar altında karaciğer gereksinme fazlası olan glukozu, hayvan hücrelerinin en önemli depo karbonhidratı ve çözünmeyen bir polisakkarit olan glikojene dönüştürür. Bu nedenle, arterlerden çok az yüksek derişimde glukoz içeren kan, ***hepatik ven***le (bu ven posteriyör vena kava ile devam eder) karaciğerden ayrılır. Bu kan, vena kava içinde, vücudun diğer bölümlerinden gelen kanla - bu kan, dokulardan geçerken glukozu bıraktığı için daha düşük derişimde şeker içerir- karıştıktan sonra normal sınırlar içinde glukoz derişimine sahip olarak kalbe gelir.

Eğer bağırsaklardan emilen glukoz, bütün vücudun acil gereksinmesinden fazlaysa ve karaciğer bütün kapasitesiyle glikojen depo etmişse, daha sonra vücudun değişik bölgelerinde depo edilmek üzere glukoz, karaciğer tarafından yağ asitlerine çevrilmeye başlar. Bu nedenle bağırsaklardan büyük miktarlarda glukoz geri emilmesine karşın, dolaşım sisteminin büyük bölümünde kan şeker düzeyi çok büyük oranlarda yükselmez ve homeostazis sürdürülebilir.

Bütün bu süreçler, egzersiz sırasında kan glukoz düzeyi düştüğü zaman tersine döner. Bu gibi durumlarda, kas kılcal damarlarındaki kan, glukozu kas hücrelerine bırakır. Bu da portal ven ile karaciğere gelen kanın düşük miktarda glukoz içermesi demektir. Bu koşullarda, karaciğer, depo glikojeninin bir kısmını glukoza dönüştürüp kana verir. Bunun sonucu olarak hepatik ven içinde karaciğeri terkeden kan, en azından normal derişimde glukoz içerir (Şekil 31.4, sağ) ve kalbe gelen kan (karaciğerden ve vücudun diğer bölümlerindeki venlerden gelen kanın karışımı), normal düzeyine yakın şeker içerir. Bundan sonra da, karaciğerin homeostatik kan-şeker derişiminin korunmasına yardımcı olduğunu görürüz. Karaciğer, aktif olarak maddelerin kana verilmesini ve alınmasını sağlayarak, yüksek değişken girişleri, sabit çıkışlar haline dönüştürebilir.

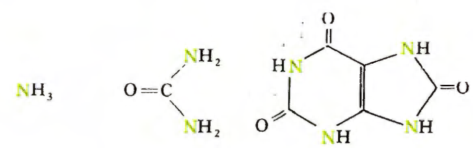
İnsan karaciğerinin, kana glukoz sağlayabilmek için depolayabildiği glikojen miktarı, ancak dört saatlik bir süre için yeterlidir. Peki bu sürenin sonunda bağırsaklardan karaciğere yeterli glukoz gelmezse ne olur? Eğer bu sürenin sonunda kan şeker derişimi normal düzeyin çok altına düşecek olursa, ölüm meydana gelebilir. Özellikle beyin hücreleri bu tür düşüşlere çok duyarlıdır; çünkü beyin hücreleri glukozu kendi başlarına yeterli düzeyde depo edemez, yağ ve amino asitleri enerji kaynağı olarak kullanamaz, bu nedenle de kendilerine kandan glukozun düzenli olarak sağlanmasına bağımlıdırlar. Bu koşullar altında karaciğer, amino asitler gibi diğer maddeleri glukoza çevirmeye başlar ve bu yolla kan şeker düzeyi normal sınırlar içinde tutulur. Diğer bazı dokular, özellikle de kaslar, glukozu glikojen şeklinde depolayabilirler; ancak kas glikojeni lokal yakıt deposu olarak işlev görür ve genellikle kan glukoz düzeyinin korunmasında rol oynamaz.

Karaciğerin, karbonhidrat metabolizmasını düzenlemedeki aktivitesi, 33. Bölümde de açıklanacağı gibi, bazı hormonlar tarafından kontrol edilen karmaşık bir mekanizmadır. Bu hormonların dengesinde meydana gelen anormallikler, kan şeker düzeyinin yükselmesi ya da düşmesi ile sonuçlanabilir. Her iki durum da tehlikeli olabilmektedir.



31.4. Omurgalı karaciğeri tarafından kan şeker düzeyinin düzenlenmesi
Karaciğer, kandaki birçok maddenin düzeyinin sabit kalmasında görev yapar. Bu örnekte karaciğer, bir yemekten sonra bağırsaklardan kan yoluyla getirilen fazla glukozu uzaklaştırır ya da depo eder (solda). Fakat daha sonra egzersiz süresince kaslar, alışılmışın dışında yüksek oranlarda enerji kaynağı olarak glukoz kullanmaya başlarsa, glukozu kana serbest bırakır (sağda). Karaciğeri terkeden kandaki az miktarda glukoz fazlası, kalpte, buraya dönen diğer kanla karışınca normal düzeyine düşürülür.

Karaciğerin yağ ve amino asit metabolizmasındaki rolü Karaciğer sa-



Amonyak Üre Ürik asit

31.5. Üç önemli azotlu atık bileşik
Amino asitlerin deaminasyonu sonucu oluşan amonyak, nispeten düşük derişimlerde bile toksik olabilmektedir. Bunun atılması için önemli ölçüde suya gerek duyulur. Bazı hayvanlar amonyağı CO_2 ile birleştirerek daha az toksik olan üreyi oluştururlar. Diğer bazı hayvanlar da bir başka adımla amonyağı (suda) çözünmeyen ve toksik olmayan ürik asite dönüştürürler. Amonyağı ürik asite çevirmek, üreye çevirmekten daha fazla ATP harcanmasını gerektirirse de, bazı kara hayvanlarında ürik asitin atılması için daha az su gerektiği için bu enerji harcamasına değer.

dece kan şeker düzeyinin nispeten sabit düzeyde kalmasını sağlamakla kalmaz, aynı zamanda, yağ asitlerinin ve diğer yağ ürünlerinin işlenmesi ve değişikliğe uğratılmasından da sorumludur. Örneğin, açlık süresince, yağ dokusundan elde edilen yağ asitlerinin büyük çoğunluğu, vücudun diğer dokuları tarafından metabolik enerji kaynağı olarak kullanılmadan önce, karaciğer tarafından lipoprotein haline dönüştürülür.

Karaciğerin amino asit metabolizmasındaki rolü daha karmaşıktır. Glukoz gibi amino asitler de bağırsak villusu tarafından geri emilir ve portal ven içinde karaciğere gelirler. Karaciğer, amino asitlerin büyük bölümünü kandan alır, geçici bir süre, az miktarlarda depo eder ve diğer dokularda enzimlerin, hormonların ya da yeni protoplazmanın sentezini sağlamak üzere daha sonra aşamalı olarak kana verir. Fakat, bir besin genellikle bu sentezlerde kullanılabilenden daha fazla amino asit içerebilir. Bitkilerin aksine, hayvanların vücudunda amino asitler, proteinler ve diğer azot içeren bileşiklerin depolanması çok az olmaktadır. Karbonhidratların ve yağların temini bittikten sonra enerji kaynağı olarak azot içeren bu bileşikler kullanılır; ancak, bunların depo olanları kullanılmaz; çünkü proteinler, canlı hücrenin temel yapısal bileşimini oluştururlar. Bu nedenle, besinlerle alınan fazla amino asitler, glukoz ve yağ asitleri gibi diğer ürünlere dönüştürülür. Bu tür dönüşümler karaciğerde gerçekleşir.

Amino asitlerin, azot içeren bir amino grubu ($-NH_2$) taşımasıyla karbonhidratlar ve yağlardan farklı olduklarını hatırlayacaksınız. Bu nedenle, amino asitlerin diğer bileşiklere dönüşümünde ***deaminasyon*** ya da amino grubunun ayrılması şaşırtıcı değildir. Deaminasyonda amino grubu, ***amonyak*** (NH_3) haline dönüştürülür.[2] Bazı hayvanlarda atık olarak kana verilen bu NH_3, daha sonra boşaltım sistemi tarafından kısa sürede vücuttan uzaklaştırılır. İnsanların da içinde bulunduğu diğer birçok hayvanda karaciğer ilk önce, daha karmaşık; fakat daha az toksik olan ***üreyi*** (Şekil 31.5) oluşturmak üzere amonyak ve karbondioksiti birleştirir ve daha sonra üre kana salınır. Herşeye karşın, diğer bazı hayvanlarda da karaciğer, atık olan amonyağı, üreden daha karmaşık bir bileşik olan ***ürik asit*** haline çevirerek kana verir. Kısacası, azot içeren atık ürünler olan amonyak, üre, ürik asit ve diğer bazı bileşikler karaciğer tarafından kana verilir ve atık ürünlerin derişiminin vücut sıvıları içinde çok yüksek derişimlere ulaşmasını önlemek için vücudun diğer düzenleyici sistemleri devreye girer.

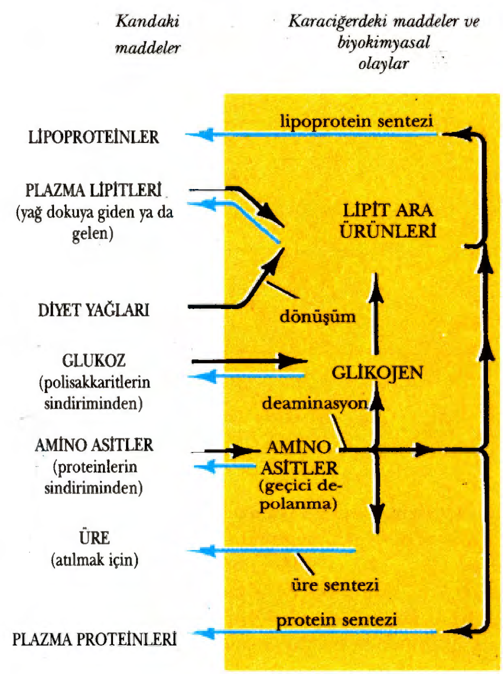
Karaciğerin işlevlerinin özeti Daha önce omurgalı hayvanların fizyolojisini açıklarken, karaciğerin bazı önemli işlevleri olduğundan bahsetmiştik. Bu, hayati önemi olan ve çok işlevli bir organ olan karaciğerin temel özelliklerine geçmeden önce, bunun işlevlerini bir liste olarak verelim. Tam olarak olmasa da bu liste, karaciğerin yaşamın devamında ne kadar geniş ve çeşitli roller oynadığını gösterecektir.

1. Karaciğer, kandan fazla glukozu alarak glikojen şeklinde depolar ve temini yetersiz düzeye geldiği zaman kan şeker düzeyini düzenlemek için, glikojeni tekrar glukoz haline dönüştürür.

[2] Fizyolojik pH'da, amonyağın çoğu hızla amonyum iyonuna ($NH4^+$) dönüştürülür.

2. Glikoliz sırasında kaslar tarafından üretilen laktik asitin bir kısmından, yeniden glikojen sentezler.
3. Karaciğer, karbonhidratların yağlara, vücuda alınan yağların organizmanın kendi yağ dokusuna, amino asitlerin karbonhidratlara ve yağlara dönüşümü gibi, çeşitli besin maddelerinin birbirine dönüşümünde rol oynar.
4. Amino asitleri deamine ederek amonyağa dönüştürür; böylece üre, ürik asit ve diğer bazı bileşikler azot içeren atık ürünler halinde kana verilir.
5. Birçok zararlı kimyasal bileşiği detoksifiye eder ve böylece vücudun alkol ve barbitüratlar gibi zehirlere karşı en önemli savunma sistemlerinden birini oluşturur.
6. Fibrinojen, protrombin, albumin ve bazı globulinler gibi plazma proteinlerinin birçoğunu yapar.
7. Kolesterol içeren bazı plazma lipitlerinin sentezini yapar ve yağ dokudan gelen lipitlerin işlenmesi ve değişikliğe uğratılmasında önemli rol oynar.
8. Vitaminler ve demir gibi çeşitli önemli bileşikleri depolar.
9. Embriyoda eritrositlerin oluşumunu sağlar.
10. Yaşlı kırmızı kan hücrelerini parçalar.
11. Safra pigmentlerini salgılar.
12. Safra tuzlarını sentezler.

Bu işlevlerin bazıları Şekil 31.6'da özetlenmiştir.



31.6. İnsan karaciğerindeki kimyasal yollar
Karaciğer, derişimleri çok yükseldiği zaman fazla şekerleri, yağları ve amino asitleri kandan uzaklaştırır ve dolaşımdaki miktarları çok düştüğü zaman onları tekrar kan içine verir. Karaciğer ayrıca lipoproteinleri, plazma proteinlerini ve plazma lipitlerini de sentezler. Son olarak karaciğer, birçok maddeyi detoksifiye eder ve üreyi oluşturur. Kimyasal yolların bazıları burada şematize edilmiştir.

HAYVANLARDA BOŞALTIM SORUNU VE SU VE TUZ DENGESİ

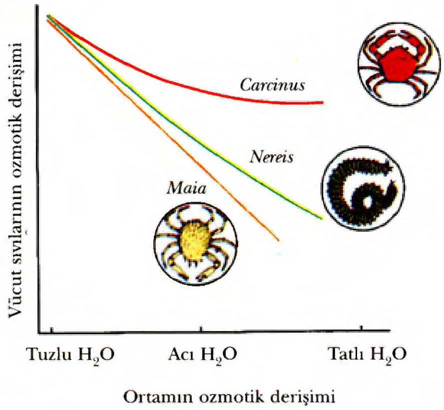
Gördüğümüz gibi hayvanlar, diğer birçoğunun yanısıra özellikle azotlu olan metabolik atıklarını uzaklaştırmak için çeşitli mekanizmalara gereksinme duyarlar. Bu işe yaramayan maddelerin, hatta zehirlerin salınım işlemleri ***ekskresyon*** olarak tanımlanır. Bu, ***eliminasyon*** (defekasyon) ile karıştırılmamalıdır. Ekskresyon, atık maddelerin hücre içinden, vücut sıvılarından ve kandan uzaklaştırılması; eliminasyon ise sindirim sistemi tarafından geri emilmemiş atık ürünlerin atılmasıdır.

Genel olarak, boşaltım mekanizmalarının çok önemli ikinci bir işlevi daha vardır: organizmanın su ve tuz dengesinin sağlanmasına yardımcı olmak. Ekskresyonu incelerken, birçok yönden birbirleriyle kaynaşmış olan bu iki görüş üzerinde birlikte duracağız.

SUCUL HAYVANLAR İÇİN SORUNLAR

Gördüğümüz gibi, ilk azotlu atık, amino asitlerin deaminasyonu sonucu şekillenen amonyaktır. Amonyak son derece zehirli bir bileşik olduğu için, vücut sıvılarında bunun derişimi yükseldiği zaman canlılık devam edemez. Fakat küçük ve çözünürlüğü yüksek bir molekül olan amonyak, hızla hücre zarından difüze olur ve eğer yeterli su temin ediliyorsa, amonyağın uzaklaştırılması büyük sorun değildir. Su, amonyak vücutta olduğu zaman amonyağın derişiminin düşmesini ve hızla vücuttan uzaklaştırılmasını sağlar. Bu nedenle, suda yaşayan

hayvanlarda, azotlu boşaltım ürünlerinin çoğunluğunun amonyak olması şaşırtıcı değildir.



31.7. Üç deniz omurgasızında dış ozmotik derişimle iç ozmotik derişimin değişimi
Örümcek yengecinin (*Maia*) ozmoregülasyon yeteneği yoktur. Bunun vücut sıvılarının ozmotik derişimi, dış ortamın derişimindeki düşüşlerle doğru orantılı olarak düşer. Taraklısolucanın (*Nereis*) çok az bir ozmoregülasyon yeteneği vardır. Bunun vücut sıvılarının ozmotik derişimi ile dış ortamın derişimi arasında doğrudan bir ilişki yoktur. Kıyı yengeci (*Carcinus*), belirgin bir ozmoregülasyon mekanizmasına sahiptir ve hatta son derece seyreltik bir dış ortamda bile, vücut sıvılarını nispeten derişik tutabilir.

Deniz omurgasızları Birçok deniz omurgasızı, özel boşaltım sistemlerinden yoksundur. Bu tür organizmalarda su dengesinin sağlanması açısından, nadiren bazı sorunlar görülür; çünkü bunlar, kendilerini çevreleyen suyla izotoniktirler ve bu nedenle ne fazla su alır ne de fazla su kaybederler. Bu organizmaların bazıları, fagositik boşaltımla sağlanan bazı ek boşaltım mekanizmalarına sahiptir. Bazı hücreler, katı atık madde partiküllerini fagositoz ile alır ve daha sonra bu partiküllerin dışarı salınacağı vücut dış yüzeyine ya da sindirim kanalının yüzeyine hareket ederler.

Denizde kaldıkları sürece deniz omurgasızları için, iç ortamın değişmez tutulması nispeten kolaydır. Bunlar nehir ağızlarının tuzlu sularından, nehirlerin ya da göllerin tatlısuları gibi hipotonik bir ortama geçtikleri zaman, koşullarda belirgin bir farklılık ortaya çıkar. Birçok deniz hayvanı bu tür habitatlara geçememektedir; çünkü bunların vücut sıvıları kendi çevreleriyle aynı tuzluluğa ve ozmotik derişime gelinceye kadar tuz kaybeder. Bunların hücreleri, genellikle içinde bulundukları sıvıda meydana gelen değişmeleri çok fazla tolere edemedikleri için, bu hayvanlar, tuzlu ya da tatlısuya geçtikleri zaman, kısa bir süre içinde ölürler. Örümcek yengeç (*Maia*) buna bir örnektir (Şekil 31.7).

Ancak, bazı deniz hayvanları, hipotonik ortama geçtikleri zaman yaşamalarına olanak veren bazı uyumlar geliştirmişlerdir. Bu uyumlar, nehir ağızlarındaki su gelgit döngülerinde çok seyreltik olduğu zaman, kabuklarını sıkıca kapayarak dışarıdaki suyu vücuda almayan midye ve istiridyelerde basit bir kaçınma davranışı şeklinde olabilir. Fakat hem seyreltik ortamlarda yaşamı sürdürebilmek için ve hem de hayvanların evrimsel olarak tatlısuya geçişlerinde esas rolü oynayan en önemli uyumlar, hayvanların vücut sıvılarının ozmotik derişimlerini düzenleyebilme ve dış ortam değişikliklerine karşı, iç ortam sıvılarını değişmez tutulabilme yeteneğini kazanmasını sağlayanlardır. Bu organizmalar, ***ozmoregülasyon*** gücüne sahiptir.

Kıyı şeritlerinde yaşayan bir yengeç türü (*Carcinus*), hem deniz suyunda, hem de acı sularda yaşamalarına olanak veren ozmoregülasyon mekanizmalarına sahip deniz omurgasızlarına örnek olarak verilebilir (Şekil 31.7). Deniz suyunda yengecin vücut sıvıları ozmotik denge içindedir; fakat acı sularda vücut sıvıları kendilerini çevreleyen sıvıdan daha hipertoniktir. Acı sularda vücut içi sıvılarını normal derişimlerine yakın tutabilmek için, yengecin solungaç hücreleri, etraflarını çevreleyen sudan aldıkları tuzu aktif olarak kana verirken boşaltım organları da, devamlı olarak içeriye giren fazla suyu uzaklaştırır.

Tatlısu hayvanları Günümüzde yaşayan tatlısu hayvanlarının ataları, büyük bir olasılıkla nehir ağızları yoluyla tatlısu ortamına bir geçiş yaşamışlardır. Yeni ortamlarında kaldıkları sürece, vücut sıvılarının deniz suyu ile aynı derişimde kalması, gelecek kuşaklara çok büyük bir avantaj sağlamaz. Bu tür aşırı hipertonik iç ortam koşulları, yeterli tuz alınımı ve fazla suyun dışarı atılması problemlerini zorlaştırmaktadır. Bu nedenle, öyle anlaşılmaktadır ki doğal seçilim, vücut sı-

TABLO 31.2 *Tatlısu hayvanlarının kanındaki iyonların derişiminin deniz suyu ve tatlısuyla karşılaştırılması (milimol/litre)*[a]

	Na^+	K^+	Ca^{++}	Mg^{++}	Cl^-
Deniz suyu	470	9.9	10.2	53.6	548
Kahverengi alabalık *(Salmo)*	144	6.0	5.3	?	151
Kerevit *(Cambarus)*	146	3.9	8.1	4.3	139
Midye *(Anodonta)*	14	0.3	11.0	0.3	12
Tatlısu[b]	0.65	0.01	2.0	0.2	0.5

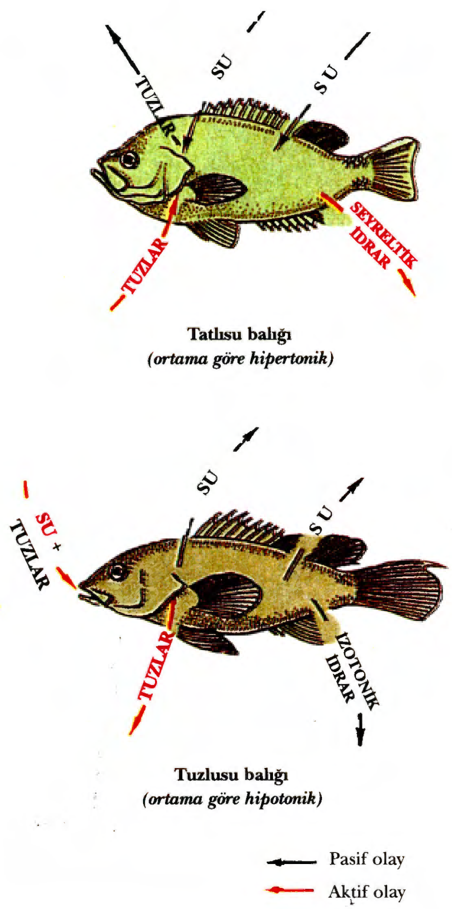
[a] Bu tablo, C.L. Prosser ve F.A. Brown'ın *Comparative Animal Physiology*, Saunders, 1961 kitabındaki daha geniş bir tablo esas alınarak çizilmiştir.

[b] Tatlısu değerleri sadece temsilidir. Zira su, "yumuşak"tan (düşük derişimde çözünmüş mineraller, ör. 0.22 Ca^{++}) "sert"e (yüksek derişimde çözünmüş mineraller, ör. 5.0 Ca^{++}) kadar değişiklik gösterir.

vılarının ozmotik derişimlerinin, dokuların yaşamsal devamlılığı dahilinde düşmesini öngörmüş ve günümüz omurgalı ve omurgasız tatlısu hayvanlarının deniz suyundan daha düşük ozmotik derişime sahip olmaları sağlanmıştır (Tablo 31.2). Bu, hücresel varlıkları ile zıt görünmektedir; ancak vücut sıvılarının tatlısu kadar seyreltik olmasını sağlamak için, hiçbir organizma tatlısu ortamı ile tam olarak izotonik olmadığı için, tatlısuda yaşayan hayvanların vücut sıvıları, deniz suyundan nispeten hipotonik; fakat tatlısudan hipertoniktir.

Eğer tatlısu hayvanları kendilerini çevreleyen ortama göre hipertonik olurlarsa, su büyük bir hızla organizmanın vücudu içine girme eğilimi gösterecek ve tuz da canlı vücudundan çevredeki suya geçecektir. Bu sorunun evrimsel çözümü ilk bakışta vücudun tamamını çevreleyen ve geçirgen olmayan bir zarın gelişimi şeklinde görülebilir; fakat artan bilgilerimiz, gerçekten sucul bir canlının gaz alışverişinde geçirgen birtakım zarlara sahip olması zorunluluğu olduğu için, bu çözümün pratik olmadığını göstermiştir. Çünkü suda yaşayan memeliler hava solunumu yaparlar ve bu nedenle suya geçirgen solunum zarlarına hiçbir zaman gereksinme duymazlar; bunlar vücut sıvıları ile yaşadıkları su ortamı arasında geçirgen olmayan bir set oluşturabilirler. Fakat bütün deniz hayvanları bu özel korunma yöntemini kullanamazlar. Bunlar ayrıca aktif ozmoregülasyon mekanizmalarına sahip olmak zorundadırlar, bu mekanizmalar genellikle suyu içeri girdiği hızda dışarı atan boşaltım organlarını- tercihen vücut sıvılarından daha seyreltik olarak oluşturulan idrar yoluyla- ve/ya da çevreden fazla suyu vücut içine alan ve kana veren vücudun her hangi bir yerinde bulunan özel sekretorik hücreleri içerir. Her iki düzenleyici önlemde de -seyreltik idrarın oluşturulması ve tuzların emilimi- materyallerin hareketi, derişim gradiyentine karşı olur ve bu nedenle de enerjiye gereksinim duyar.

Günümüzde yaşayan tipik kemikli tatlısu balıklarında su ve tuz düzenlenmesi yukarıda tanımlanan aşamalara iyi bir örnek olarak verilebilir (Tablo 31.2). Bu özel yöntem, vücudunun büyük bölümü nispeten geçirgen olmayan deri ve pullarla örtülü olan ve neredeyse hiç su içmeyen balıklarda kullanılır. Ancak, solungaç zarlarından ve ağızdan suyun alınımı ozmotik kurallara göre sabit ve pasif olarak gerçekleşmektedir ve tuzun da aynı zarlardan sabit olarak geçişi difüzyon ile olmaktadır. Oluşan dengesizliğin düzeltilmesi de iki yolla



31.8. Kemikli balıklarda ozmoregülasyon
Tatlısu balıkları fazla miktarda su alma ve tuzu da kaybetme eğilimindedirler. Bunlar, bu durumu nadiren su içerek, solungaçlarında bulunan özelleşmiş hücrelerden aktif olarak tuzu absorbe ederek ve çok seyreltik idrar oluşturarak karşılarlar. Tuzlusu balıkları da daha fazla su kaybetme ve daha fazla su alma eğilimindedirler. Bunlar da bu durumu, devamlı olarak su içerek ve solungaçlarından tuzu aktif olarak atarak karşılarlar. Bunlar hipotonik idrar oluşturmazlar. Bu nedenle böbreklerin ozmoregülasyona yardımı az olur.

olur: fazla su, böbrekler tarafından son derece seyreltik ve bol idrar şeklinde çıkartılır ve tuz, solungaçlarda bulunan özelleşmiş hücreler tarafından aktif olarak emilir (Şekil 31.8).

Deniz omurgalıları Denizlerde yaşayan kemikli balıklarda bu sorun tam tersinedir: bunlar suda yaşarlar; ancak yine de devamlı olarak su kaybederler ve devamlı olarak bir dehidrasyon tehlikesi içindedirler. Bu açıklama, kemikli balıkların atalarının denizlerde değil de tatlısularda yaşadığını gösterir ve bunların torunları deniz ortamına geçtiği zaman vücut sıvıları deniz suyuna göre daha seyreltik kalır. Deniz kemikli balıkları bu nedenle etraflarını çevreleyen sudan nispeten hipotonikltir ve fazla suyun kaybedilmesi ile fazla tuzun alınması sorunu vardır. Nispeten geçirgen olmayan deri ve pullar sayesinde sağlanan özel uyumun yanısıra, bu hayvanlar iki düzeltici mekanizma kullanırlar: devamlı olarak kaybedilen suyun yerine, sürekli olarak su alınması ve solungaçlardaki özelleşmiş hücreler yoluyla, suyla birlikte alınmış olan tuzun aktif olarak atılması (Şekil 31.8). Azotlu atıkların büyük çoğunluğu, solungaçlardan amonyak şeklinde atılır; bu nedenle idrarın yalnızca çok küçük bir miktarı böbrekler tarafından oluşturulur ve bu yolda çok az miktarda su kaybına gerek duyulur. Açıkçası balıkların böbrekleri, kandan daha derişik idrar üretme kapasitesine sahip olarak evrimleşmemiştir ve bu nedenle tuz atılmasına yardımcı olamaz.

Kıkırdaklı deniz balıkları da (köpekbalıkları ve bunların akrabaları), belki tatlısularda yaşayan akrabalarından evrimleşmişlerdir; fakat bunlar ozmotik problemlerini çok farklı bir yolla çözmüşlerdir. Bunların kanları deniz kemikli balıklarının kanları ile yaklaşık olarak aynı tuz derişimine sahiptir; fakat kanları ayrıca yüksek derişimde üre de içerir. Bu üreye kıkırdaklı balıklar, birçok omurgalıya göre daha iyi tolerans gösterebilir. Atmak yerine, ürenin tutulması sayesinde, deniz kıkırdaklı balıkları kanlarındaki toplam ozmotik derişimi, deniz suyundan bir miktar daha fazla tutabilirler. Bu nedenle bunların su kaybetmek gibi bir sorunları yoktur. Fazla tuz, rektumda bulunan özel bez hücreleri tarafından atılır.

KARASAL HAYVANLAR İÇİN SORUNLAR

Daha önce de gördüğümüz gibi, tatlısularda yaşayan hayvanların geliştirdikleri önlemlerden birisi, fazla suyun vücuda girmesini önlemek için, vücut yüzeyinin belirli bölümlerinde bulunan ve nispeten geçirgen olmayan bir zarla kaplı olmalarıdır. Bu nedenle, tatlısu hayvanları, karasal ortamda koloni oluşturmada, deniz hayvanlarına göre ön uyum açısından daha fazla avantaja sahiptiler. Bu kanıt, karaya geçişin doğrudan doğruya denizden değil, tatlısu basamağı aracılığı ile olduğu görüşünü kuvvete desteklemektedir.

Yaşam için karada en büyük tehlike kuraklıktır. Su, solunum yüzeylerinden ve genel vücut yüzeyinden buharlaşmayla, dışkı içinde eliminasyonla ve idrarla boşaltımla kaybedilir. Bu kaybedilen su, yaşamın devamı için mutlaka yerine konmalıdır. Bu su, su içme sayesinde, su içeren besinlerin yenmesiyle ve besinlerin oksidasyonuyla sağlanır (hücresel solunum ürünlerinden birinin su olduğunu hatırlayın).

Sucul hayvanlar için en yaygın boşaltım ürününün amonyak ol-

duğunu gördük. Sınırsız su sağlamanın mümkün olmadığı karasal ortamlarda, son derece toksik bir madde olan amonyağın uzaklaştırılmasındaki güçlükten dolayı, karasal canlılar için, azotlu boşaltım ürünü olan amonyağın bu şekilde atılması elverişli olmaktan çok uzaktır. Bu nedenle amfibi ve memelilerde amonyak hızla, üreye dönüştürülür. Üre, çok çözünebilen bir madde olmasına karşın, oransal olarak daha az toksiktir. Üre, atılmadan önce bir süre vücut içinde kalabilir. Bunu, karasal organizmaların bulunduğu ortamda, su azlığına karşı geliştirdikleri bir uyum olarak düşünebiliriz.

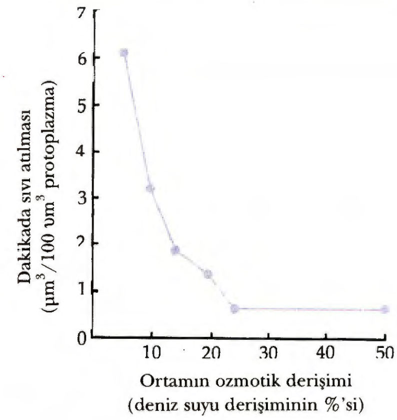
Üre, karada yaşayan hayvanlar için amonyağa göre daha uygun bir boşaltım ürünü olmasına karşın, çok yüksek çözünürlüğe sahip olduğu için, bir miktar su ile birlikte atılma zorunluluğu vardır ve bir miktar suyu boşaltım ile birlikte götürdüğünden önemli bir dezavantaj oluşturmaktadır. Ancak, eğer ürenin yerine çözünürlüğü çok az bir bileşik olan ürik asit atılırsa, hemen hemen hiç su kaybı olmaz. Bu nedenle, birçok karasal hayvanın- sürüngenlerin büyük çoğunluğu, kuşlar, böcekler ve kara salyangozları- ürik asit ya da bunun tuzlarını atması şaşırtıcı değildir. Bu maddenin boşaltım ürünü olarak atılması, belki de sadece suyun tutulmasını sağlamakla kalmaz, aynı zamanda ürik asit metabolizmasının evriminde önemli bir rol oynayan bir başka avantaj daha sağlar. Bu hayvanların hepsi nipeten geçirgen olmayan bir kabuk ya da zarla çevrili yumurtalar bırakırlar. Eğer embriyolar boşaltım ürünü olarak amonyak atsalardı, hızla zehirleneceklerdi ve eğer üre meydana getirilirse yumurta içindeki ürenin derişimi, gelişimin bundan sonraki aşamasında kesinlikle zararlı hale gelecekti. Diğer yandan, ürik asit çok az çözündüğü için, hemen hemen katı hale gelerek çökelebilir ve atılmadan yumurta içinde toksik ya da ozmotik etki göstermeksizin depolanabilir. Bütün karasal hayvanlarda azot metabolizmasında, viviparlık (yavrularını doğuran) ile üre atılması arasında ilişki varken, yumurtlayan hayvanlarda da ürik asit atılımı ile bir ilişki söz konusudur.

HAYVANLARDA BOŞALTIM MEKANİZMALARI

KONTRAKTİL KOFULLAR

Birçok birhücreli ve basit çok hücreli hayvan, özel boşaltım yapılarına sahip değildir. Azotlu atıklar, tüm hücre zarı yüzeyinden, içinde bulundukları su ortamına basitçe boşaltılırlar. Bazı birhücreliler de böyle yapar, ancak bunlar kontraktil koful denilen özel bir boşaltım organına sahiptirler. Her koful, sıvıyla dolma, şişkin hale gelme ve bunu takip eden koful içindekilerin hücreden dışarıya atıldığı kasılma aşamasını içeren, belirli aşamalardan oluşmuş düzenli bir döngü gösterir. Günümüzde, kontraktil kofulların bazı azotlu atıkları attığına ilişkin kanıt olmasına karşın, kontraktil kofulun temel işlevinin fazla suyun atılması olduğu açıkça görülebilir. Tahmin edileceği gibi kontraktil kofullar, tatlısu birhücrelilerinde, denizlerde yaşayan formlardakine göre daha fazladır ve bunların fazla suyu uzaklaştırma oranı, çevrenin ozmotik derişimi arttıkça yavaşlar (Şekil 31.9).

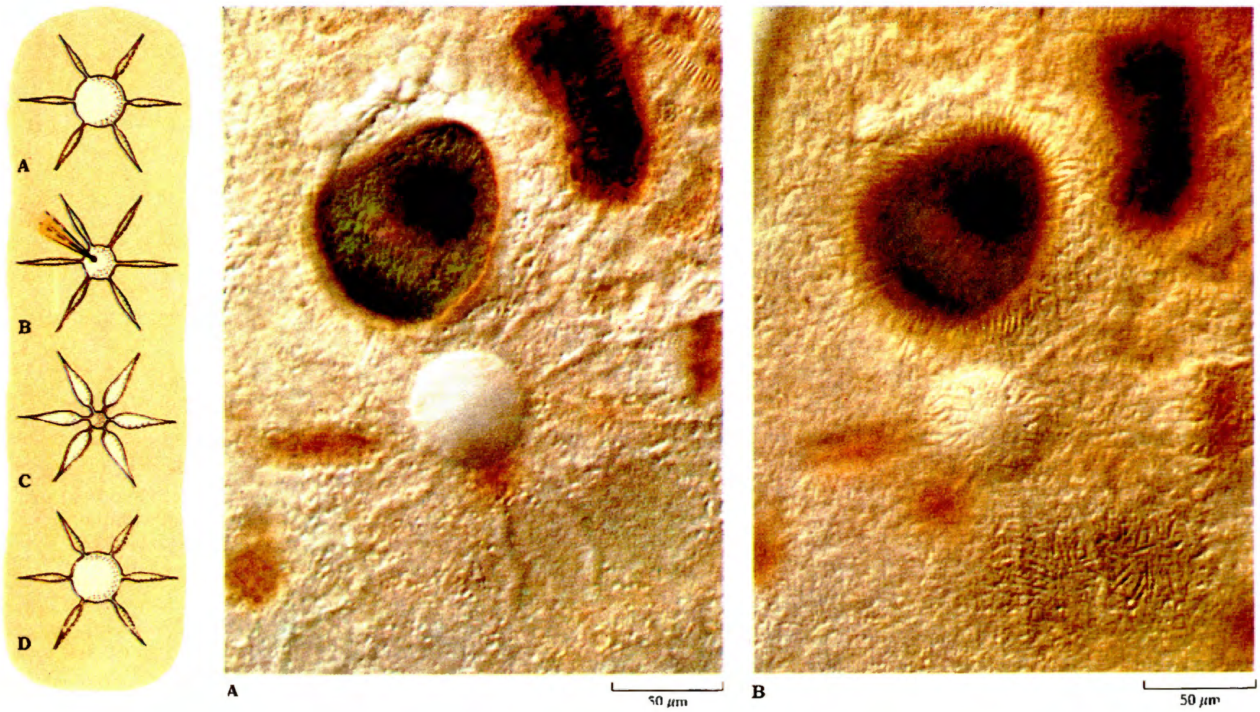
Eğer konkraktil kofulun temel işlevi suyun hücreden dışarı atılması ise, koful içindeki sıvının ozmotik basıncı, sitosolden daha düşük olmalıdır. Döngünün bütün aşamaları boyunca, kofuldan mikropipetlerle alınan sıvı örneklerinin incelenmesi bu gerçeği doğrular. Fakat ozmos kurallarına göre, koful su aldığı zaman su nasıl içeri ve



31.9. ***Amoeba lacerata*'da kontraktil koful tarafından sıvı atma hızının, ortamın ozmotik derişimine göre değişmesi**
Kontraktil kofulun aktivitesi, ortamın ozmotik derişimi yükseldiği zaman hızlı bir şekilde düşer.



31.10. ***Amoeba proteus*'un kontraktil kofulu**
Birçok küçük kesecik koful ile sıvı arasını doldurur. İyonların birçoğu dışarı pompalandıktan sonra, kesecikler koful ile birleşir ve içeriklerini koful içine boşaltırlar. Keseciklerin hemen dışında bulunan mitokondri tabakası, tahminen iyonların vezikül dışına pompalanması ve daha sonra da hücreden, koful içeriğinin dışarı atılması için gerekli enerjiyi sağlar.



31.11. ***Paramecium caudatum*'un kontraktil kofulu** Yukarıda şematik olarak gösterilen sıralanma, ayrıca kontraktil kofulun doğal kasılma ve gevşeme evrelerinin olduğu bir canlı organizmadan alınmış üç fotografta da görülebilir (burada yalnızca bir kontraktil koful görülmektedir). Büyük yeşil nesne ve kahverengi olanlar *Paramecium* tarafından sindirilen diğer mikroorganizmalardan artakalanlardır. (A) Koful doludur. Şemada gösterildiği gibi, bir ışınsal kanal sistemi, sıvıyı sitoplazmadan kofula getirir. (B) Koful içeriklerini boşaltma aşamasında; fotografta kofulun yüzeyinde küçük bir daire şeklinde dışarıya açılması görülebilir. (C) Koful neredeyse boştur; fakat ışınsal kanallar daha fazla sıvıyı sitoplazmadan alarak toplarlar ve tekrar depo ederler (D). Fotograflar Nomarski optik ile alınmıştır.

dışarı hareket etmektedir? Su, aktif taşıma ile yalnız başına hareket ettirilemediği için, bunun başka bir açıklaması olmalıdır.

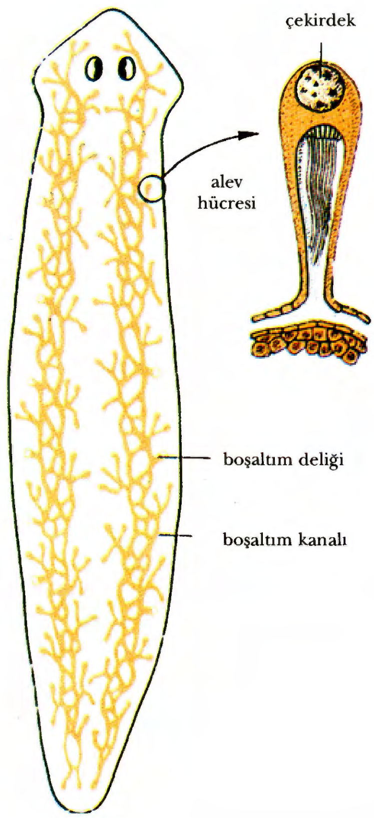
Birçok birhücrelide koful, ince bir vezikül tabakası ile çevrelenmiştir ve bunları da mitokondrilerden oluşmuş bir kılıf çevrelemiştir (Şekil 31.10). Veziküller başlangıçta sitosol ile izotonik bir sıvı içerir fakat daha sonra, mitokondride üretilen ATP enerjisi kullanılarak iyonlar aktif olarak dışarı pompalanır. Nihayet, veziküler sıvının ozmotik derişimi, sitosolünkinin yaklaşık olarak üçte birine düştüğü zaman, veziküller kontraktil kofula doğru hareket eder ve onunla birleşirler. Çok fazla sayıda vezikül ile birleşince kofullar daha çok büyürler ve içlerindeki sıvıyı bunun içine boşaltırlar. Ani bir kasılmayla hücre dışına çıkarılıncaya kadar, koful zarı koful içinde kalan suya karşı geçirgen olmamalıdır.

Birkaç silli birhücrelide sıvı, kontraktil koful içerisine veziküller yerine ışınsal yerleşmiş olan besleme kanallarıyla girer (Şekil 31.11). Besleme kanaları ise sıvıları, belki de endoplazmik retikulumdan kök almış olan ince tubül ağlarından toplamaktadır. Bu anatomik farklılıklara karşın, seyreltik sıvı üretiminin mekanizması, büyük bir olasılıkla az önce açıklanana benzerdir; yani sıvı, kontraktil kofula ulaşmadan önce iyonları dışarı pompalanır.

ALEV HÜCRELERİ SİSTEMİ

Tubüler boşaltım sisteminin başlangıcı yassısolucanlarda (planaryalar, trematotlar, şeritler ve benzerleri) görülebilir. Bu hayvanlar nis-



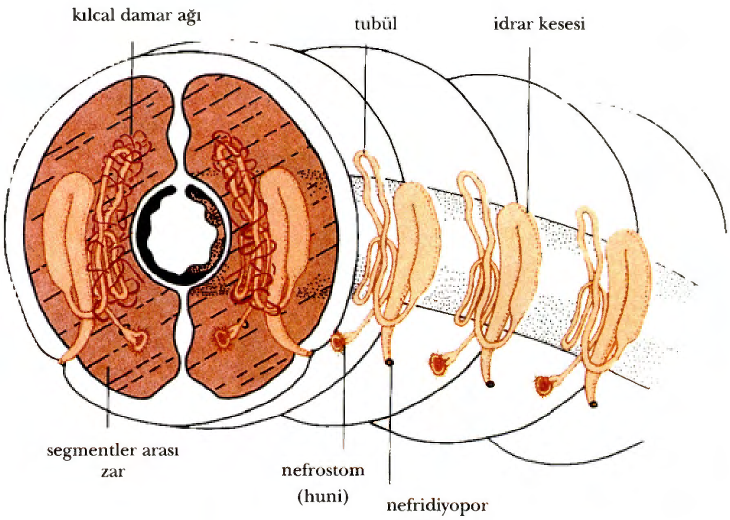


31.12 *Planaryada'*nın alev hücreleri sistemi
Boşaltım kanalının her ikisi de uzunlamasına bir tübül ağı olan kanallar içermektedir. Bunların bazıları alev hücrelerinde sonlanır (bunlardan bir tanesi sağda büyültülerek gösterilmiştir) ve diğerleri boşaltım deliklerinin içindedir. Alev hücrelerinde siller su ve atık materyallerinin kanal boyunca porlardan dışarıya hareketinde bir akım yaratırlar.

peten küçüktür ve işlevsel bir vücut boşluğundan yoksundurlar - yani, doku kitlesi ile vücudun dış epiteli ve gastrovasküler boşluk arasında belirgin bir boşluk yoktur. Bu hayvanlar bir dolaşım sistemine sahip değildir.

Yassısolucanların boşaltım sistemleri genellikle iki ya da daha fazla, vücut boyunca uzanmış, dallanan uzunlamasına tubüllerden meydana gelmiştir (Şekil 31.12). Planaryalarda ve bunların akrabalarında bu tubüller birkaç küçük por ile vücut yüzeyine açılır. Karaciğer kelebekleri gibi diğer bazı yassısolucanlarda, tubüller, dışarıya açılan büyük bir idrar torbası oluşturmak üzere birleşirler. Bu sistemlerin önemli kısımları, tübüllerin yan dallarının ucunda yer alan birçok küçük, ampül benzeri yapılardır. Her bir ampül, içine uzun sil demeti uzanan merkezi bir boşluğa sahiptir. Ampülün merkezi boşluğu, tubül boşluğu ile devam eder. Su ve bazı atık maddeler doku sıvısından bu ampül içine hareket eder. Sillerin sürekli dalgalanma hareketleri, bu toplanan sıvının tubüllerden, sıvının vücudu terk edeceği yerde bulunan boşaltım deliklerine doğru hareket etmesi için bir akım yaratır. Sil demetlerinin bu hareketi bir alevin dalgalanmasını andırır; bu nedenle bu boşaltım sistemi tipi, genellikle alev hücreleri sistemi olarak bilinir.

Daha önce kontraktil kofullarda da tartışıldığı gibi, alev hücrelerinin temel işlevi, su dengesini ayarlamaktır. Yassısolucanlarda çoğu metabolik atık, dokulardan gastrovasküler boşluk içine salınarak ağız yoluyla vücuttan uzaklaştırılır.



31.13. Bir topraksolucanının nefridyumu
Solucanın vücudundaki her segment, iki yanda birer tane olmak üzere bir çift nefridyum içerir. Her bir nefridyumunun açık nefrostomu, diğer nefridyumun geri kalan kısmına yerleşmiştir. Nefrostomdan gelen tubül, segmentler arasında zarsal bölümden geçer ve daha sonra kılcal kan damarlarıyla yakın ilişki kuran bir seri kıvrım yapar (bu kılcal damarlar, burada yalnızca bir segmentin nefridyumların üzerinde gösterilmiştir). Bu kıvrımlı tubül, nefridiyopordan dışarıya açılan bir idrar torbasının içine içeriğini boşaltır (idrar torbası ve nefridiyopor, bir topraksolucanın enine kesitinin olduğu fotoğrafta görülebilir, Şekil 27.15, sayfa 776).

TOPRAKSOLUCANLARINDA NEFRİDYUMLAR

Alev hücreleri sistemi, ürünleri yalnızca doku sıvısından toplar; çünkü bunlar, dolaşım sistemi olmayan hayvanlarda işlev yaparlar. Kapalı dolaşım sistemi ortaya çıkmış olan hayvanlarda, kan damarları boşaltım organlarıyla yakından ilişki kurmaya başlamıştır; böylece kan ve boşaltım sistemi arasında doğrudan madde değişimi olası hale gelmiştir.

Dolaşım sisteminin boşaltımdaki önemli rolü, topraksolucanlarında gözlemlenebilir. Topraksolucanının vücudu, herbiri diğerlerinden zarlarla ayrılmış olan, içiçe yerleşmiş bir seri segmentten meydana gelmiştir. Genel olarak her bölüm, doğrudan doğruya dışarıya açılan ve nefridyum olarak adlandırılan, bir çift boşaltım organına sahiptir. Tipik bir nefridyum (Şekil 31.13), bir nefrostom (alev hücreleri sisteminin ampüllerine işlevsel olarak karşılık gelen ucu açık, silli huni), nefrostomdan gelen kıvrımlı bir tubül, tubülün içeriğini boşalttığı genişlemiş bir idrar torbası ve materyallerin idrar torbasından dışarı atıldığı bir nefridiyopor içerir. Kan damarları, kıvrımlı tubülün çevresinde ağ oluşturur. Maddeler, vücut sıvılarından açık nefrostomlar aracılığıyla nefridyum içine geçer; fakat bazı maddeler ayrıca, kılcal damarlar içindeki kandan, doğrudan doğruya kıvrımlı tubül aracılığıyla toplanır. Tübülden, kılcal kan damarları içerisine bazı maddelerin geri emilimi de olasıdır. Bu tip boşaltım sisteminin alev hücrelerine göre en önemli evrimleşmesi, daha sonra, kan damarları ile kıvrımlı tubül arasında bir ilişkinin kurulmuş olmasıdır.

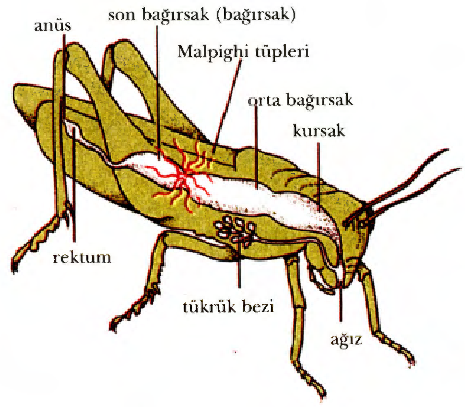
MALPİGHİ TÜPLERİ

Böcekler, büyük bir olasılıkla, günümüzde yaşayan halkalısolucanların atalarına benzer bir atadan türemişlerdir ve topraksolucanı gibi, muhtemelen bir nefridyuma sahipti. Böceklerin nefridyumu yoktur,

ayrıca boşaltım organları da nefridyumlardan evrimleşmemiştir. Kılcal kan damarlarının noksanlığına bağlı olarak, böceklerde açık dolaşım sisteminin evrimleşmiş olması, kılcal kan damarlarına bağımlı olarak çalışan nefridyumların, evrimsel olarak kaybolmasından büyük bir olasılıkla sorumludur. Böcekler ve bunların birçok akrabalarında bunun yerine, işlevi açık dolaşım sistemiyle yakından ilişkili olan tamamen yeni bir boşaltım sistemi evrimleşmiştir.

Böceklerin boşaltım organları, Malpighi tüpleri olarak adlandırılır. Mapighi tüpleri, orta bağırsak ile son bağırsağın birleşme yerinde, sindirim kanalının körkese şeklinde çıkıntıları olarak yer alırlar (Şekil 31.14). Değişik sayıdaki bu körkeseler, hayvanın vücudundaki boşluklarda bulunan kanla doğrudan temas halindedir. Sıvı, Malpighi tüplerinin distal uç kısmıyla kandan emilir. Sıvı, tüpün proksimal kısmı boyunca hareket ederken, azotlu atık maddeler ürik asit olarak çökelir ve su ile çeşitli tuzların büyük çoğunluğu geri emilir. Yoğunlaştırılmış; fakat halen sıvı olan idrar, önce son bağırsağa gelir ve sonra da rektuma geçer. Rektum, çok fazla su geri emebilme kapasitesine sahiptir ve idrar ile dışkı son derece katı bir madde olarak rektumdan atılır.

Böcek rektumunun suyun korunmasında oynadığı oldukça etkin rol, kuşlarda ve diğer bazı omurgalılarda, idrarın bulunduğu ve aslında sindirim kanalının posteriyör bölümünde yer alan kloaka benzerlik gösterir. Rektum, yüksek su geri emme kapasitesine sahiptir, bu nedenle ürik asit neredeyse kuruya yakın bir toz ya da katı bir kütle şekilde atılır.

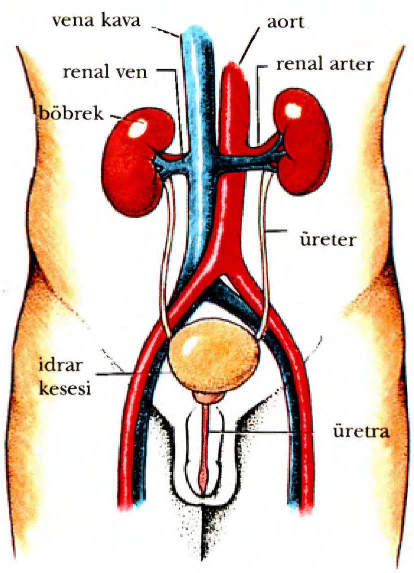


31.14. Bir böceğin Malpighi tubülleri
Boşaltım organları, orta bağırsak ile son bağırsak arasındaki birleşme yerinde sindirim kanalının körkeseleri olarak uzanırlar.

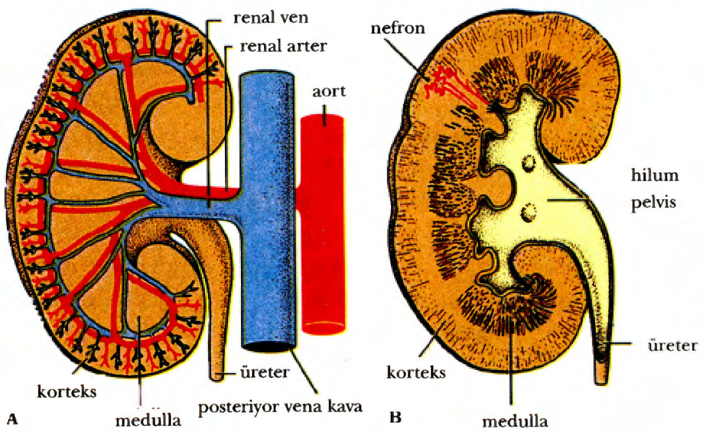
OMURGALI BÖBREĞİ

Böbreğin yapısı Topraksolucanlarının nefridiyal sistemi gibi, omurgalıların boşaltım sistemi de dolaşım sistemi ile yakından ilişkilidir. Etkin bir dolaşım sistemi, atıkları boşaltım organlarına getirebiliyorsa, işlevsel boşaltım birimlerinin, planaryalarda olduğu gibi, bütün vücut boyunca dağılması zorunda değildir. Vücutta iç segmentasyonunun olmaması, topraksolucanlarında gördüğümüz bir dizi bireysel boşaltım organına olan gereksinmeyi de ortadan kaldırır. Yüksek omurgalılarda, tipik olarak, farklı organlar halinde gelişmiş, işlevsel birimlerin kümelendiği böbrekler bulunur. İnsanda böbrekler, karın boşluğunun arkasında yer alır.

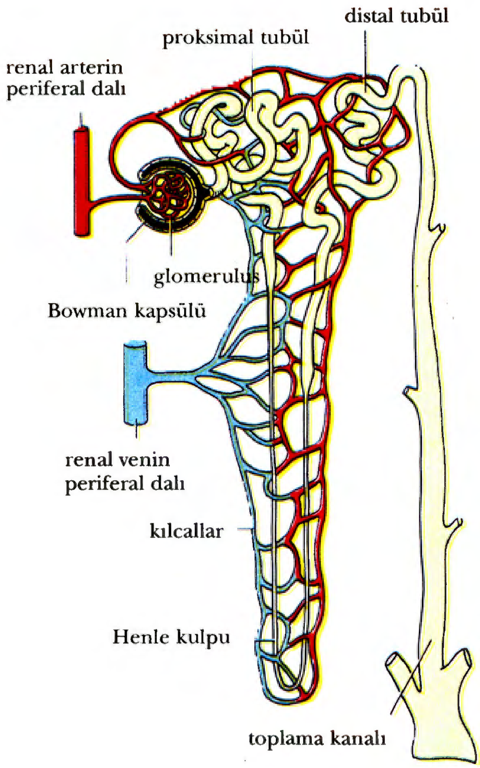
Yüksek omurgalıların böbreklerinin işlevsel birimleri, ***nefron*** olarak bilinir. Her nefron, ***Bowman kapsülü*** olarak tanımlanan (ayrıca Bowman boşluğu ve renal korpüskül olarak da bilinir) içeriye doğru çukurlaşmış bir haznenin içinde yer alan ve ***glomerulus*** olarak adlandırılan kılcal kan damarı ağı ile dört bölümden oluşan, oldukça uzun ve kıvrımlı bir tubülden oluşmuştur: proksimal tubül, Henle kulpu, distal tubül ve idrar toplama kanalı. Bu kanallar, böbreğin merkezi boşluğu olar renal pelvis içine içeriklerini boşaltırlar. Her böbreğin pelvis kısmından büyük bir kanal ayrılır ve posteriyöre doğru uzanır. Belirttiğimiz gibi bazı hayvanlarda- örneğin, kurbağa ve kuşlarda- bu kanallar, sindirim, boşaltım ve üreme sistemlerinden gelen maddelerin boşaltıldığı, ortak bir boşluk olan ***kloaka*** açılırlar. Kloakın bulunmadığı memelilerde, ***üreterler*** adı verilen kanallar, ***idrar kesesi***ne açılırlar. Bu depo organı da, bir başka kanal olan ***uretra*** yoluyla içeriğini dışarıya boşaltır (Şekil 31.15).



31.15. Bir erkeğin boşaltım sistemi
Organlar ve damarlar gerçek hallerinden daha büyük olarak gösterilmiştir.



31.16. İnsan böbreğinin kesitleri
(A) Böbreğin kan dolaşımı. (B) Korteks, medulla ve nefronun toplama kanallarının açıldığı renal pelvis. Bir nefron gösterilmiştir (pembe); glomerulus, proksimal ve distal tubüllerin kortekste, Henle kulpu ve toplama kanallarının medulla içinde yer aldığına dikkat edin.

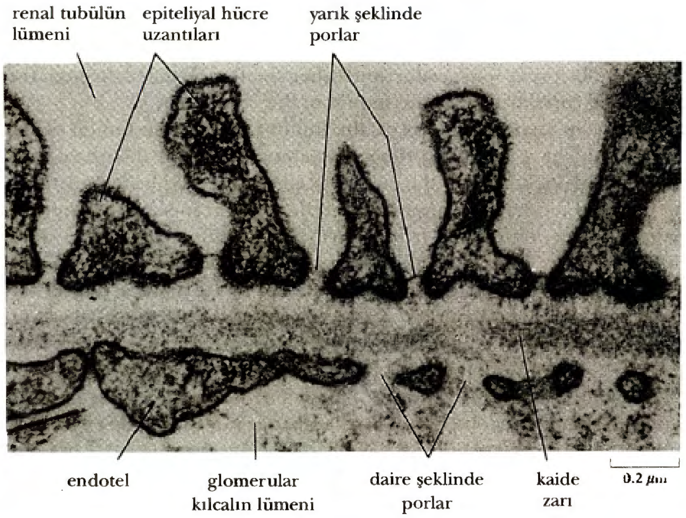


31.17 İnsan nefronu
Her insan böbreği yaklaşık olarak 30-50 km'lik nefron içerir. Nefronun işlevi metinde açıklanmıştır.

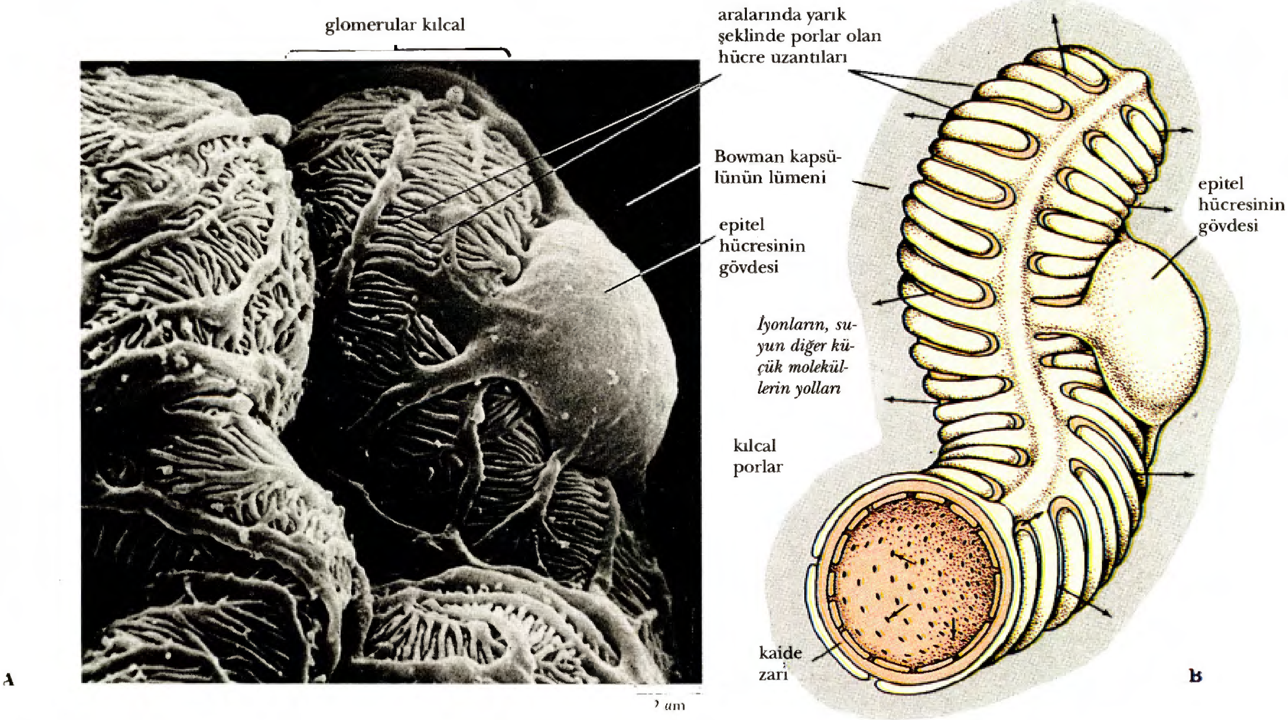
Günümüzde yaşayan omurgalıların böbreğinde kılcal kan damarları ve kapsüller, tubüller ve nefronların kanalları birbirleriyle sıkı ilişki içindedirler. Artık genel vücut sıvılarından madde toplanmamakta; madde alışverişi neredeyse, sadece kılcal kan damarları ve nefronlar arasında gerçekleşmektedir. Kan, aorttan doğrudan doğruya böbreğe giren ve kısa bir damar olan ***renal arter*** yoluyla her bir böbreğe ulaşır (Şekil 31.16). Renal arter, böbreğe median (orta) çöküntüden girer ve daha sonra böbreğin iç kısmına (medulla) ve dış kısmı olan kortekse doğru dallara ayrılır. Burada birçok ince arteriyol dalından herbiri, Bowman kapsülünün duvarı içindeki çanak şeklindeki çukurluklara yerleşir. Her kapsülün içinde bu arteriyol, glomerulusu oluşturmak üzere kılcallara ayrılır (Şekil 31.17). Kan, glomerulusu, glomerular kılcal kan damarlarının yeniden birleşmesi ile meydana gelen arteriyol yoluyla terk eder. Arteriyol, kapsülden ayrıldıktan hemen sonra, nefronun geri kalan elemanlarını çevreleyen ikinci bir yoğun ağ oluşturmak üzere birçok küçük kılcal damara ayrılır. Son olarak bu kılcal kan damarları küçük bir ven oluşturmak için bir kez daha birleşirler. Birçok nefrondan gelen bu venler, daha sonra ***renal ven***i oluşturmak üzere biraraya gelirler ve renal ven de posteriyör vena kavaya açılır.

İdrarın oluşumu Yapısal ilişkileriyle düşündüğümüzde, şimdi insan böbreğinin idrar oluşturma mekanizmasını inceleyebiliriz. Burada üç aşamayı tartışmalıyız: süzülme, geri emilim ve tubüler salgılama.

Alman fizyolog Carl Ludwig, 1844'de glomerulusların basit bir mekanik filtre gibi görev yaptığını ileri sürmüştür. Glomerulus içindeki kanın yüksek hidrostatik basıncının bir sonucu olarak, kılcal kan damarlarının kaide zarlarından ve kapsülül ince zarlı duvarından geçebilecek büyüklükteki moleküller, kandan tubül içine süzülür. Mikroskop tekniklerindeki yeni gelişmeler, böyle bir süzülmenin nasıl gerçekleşebileceğini ortaya koymuştur. Glomerulus kılcallarını astarlayan endoteldeki (Şekil 31.18) ve Bowman kapsülünün duvarındaki epitel hücre uzantıları arasında bulunan porlar görülebilir (Şekil 31.19). Kan basıncı, büyük bir olasılıkla, iyonları, suyu ve diğer



31.18. Bir sıçanın glomerular filtrasyon bariyerinin bir kesitinin elektron mikroskop görüntüsü
Glomerular kılcal kan damarlarının duvarı, üç tabaka içeren karmaşık bir yapıya sahiptir: dairesel porlarla yüzeyi delinmiş ve ileri derecede incelmiş bir endotel, ince ipliksi bir ağdan yapılmış kesintisiz kaide zarı, ve yarık por adı verilen uzunlamasına boşluklarla birbirinden ayrılmış epitel hücre uzantılarından oluşur. Filtrasyonun asıl olduğu yer olarak düşünülen, suyun ve diğer küçük moleküllerin girmesi için yeteri kadar büyük; fakat albumin ve diğer plazma proteinlerini geçirmeyecek kadar küçük porların (burada görülmemektedir) bulunduğu kaide zarıdır. (Alternatif olarak, kaide zarındaki filtrasyon bariyeri, porlarla delinmiş bir tabakadan ziyade sulu bir jel olabilir).



31.19. Bir sıçan böbreğinde glomerulusun bir bölümü
(A) İki kılcal kan damarını kuşatan Bowman kapsülü iç epitel hücrelerinin taramalı elektron mikroskop görüntüsü. Kapsülün çanak şeklindeki iç tabakasını yapan özel hücreler çok fazla değişikliğe uğramışlardır. Bunlar diğer epitel hücrelerine çok az benzerlik gösterir. Podosit olarak bilinen bu hücreler, bir hücre gövdesi (yalnızca bir tanesi SEM'de gösterilmiştir) ve glomerular kılcalların her tarafını saran ve birbirine kenetlenen çok sayıda uzantıdan meydana gelmiştir. Bu parmak şeklindeki uzantıların arasında yer alan yarık şeklindeki porlar, süzülmüş kanın geçebilmesi için geniş bir alan oluştururlar. Podositler, içinde süzüntünün geçtiği kapsül lümeninin iç duvarını, birlikte oluştururlar. Süzüntü, lümenden tubülün nefron sistemi içine geçer. (B) Bir glomerular kılcal kan damarı ile podosit hücre gövdesi ve birbirine parmak şeklinde kenetlenen uzantılarının açıklayıcı şekli. Kılcal kan damarlarındaki kan basıncı, iyonların, suyun ve diğer küçük moleküllerin endoteliyel porlardan ve kaide zarından geçmesi için zorlayarak podositlerdeki yarık şeklindeki porlardan kapsül lümeninin içine geçmesini sağlar.

küçük molekülleri kılcal kan damarındaki porlardan kapsül lümeni içine geçmesi için zorlamaktadır.

Eğer süzülme tanımlaması doğruysa, nefron lümenine giren sıvının bileşimi zardan süzülmeyecek kadar büyük olan, hücreler, kan pulcukları ve plazma proteinleri dışında kandaki çözünmüş maddeleriyle temel olarak aynı bileşime sahip olması gerekir. Tahmin edileceği gibi, Bowman kapsülünden alınan sıvının incelenmesi, süzüntüdeki çözünmüş maddelerin (glukoz, üre, tuzlar, amino asitler vb) derişiminin kan plazması ile gerçekten de aynı olduğunu göstermiştir. Diğer deneyler de, eğer hidrostatik basınç artarsa, bununla orantılı olarak süzüntünün hacminin de arttığını, azalırsa bunun da azaldığını göstermiştir. Ayrıca, süzüntü hacmindeki değişiklikler, böbreğin oksijen tüketimindeki değişikliklere eşlik etmektedir; süzüntü hacmindeki değişikliklere bağlı olarak böbreğin oksijen tüketiminde değişiklik olsaydı, böbreğin bizzat, maddeleri kandan alıp kapsülün içine aktarmak için çalıştığı ortaya çıkacaktı. Onun için bütün bu kanıtlar, Ludwing'in tezini desteklemektedir; yani, Bowman kapsülü ve glomerulus kılcallarındaki hücrelerde, maddelerin glomeruluslardan kapsüle hareketinde aktif taşıma rol almaz; bu iş kalp atışıyla glomeruluslar içerisine yüksek hidrostatik basınçta kan gönderilmesiyle yerine getirilir.

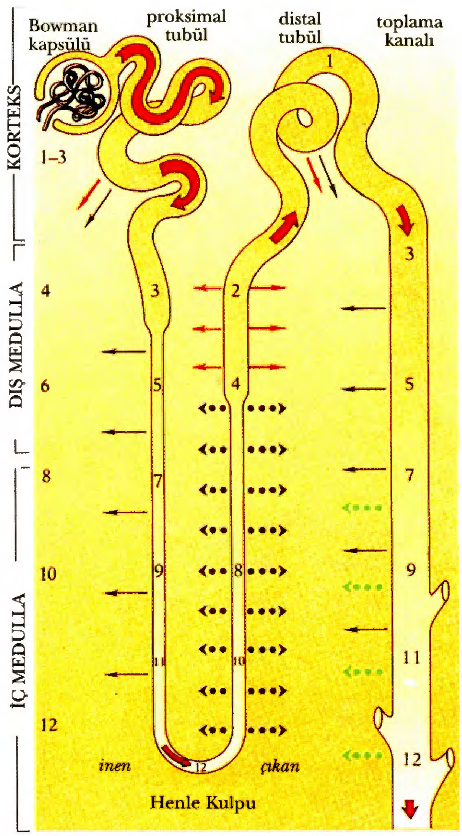
Fakat, süzüntü tubül içerisine girdiği zaman neler olmaktadır? Eğer, nefron içindeki sıvı, değişikliğe uğramaksızın vücuttan atılsaydı, birçok önemli madde kaybedilirdi ve bu mekanizma son derece savurgan olurdu. Bir insan böbreğinin günde ortalama olarak oluşturduğu 180 litre süzüntüyü yerine koymak için gerekli suyu düşünün. Suyun, iyonların ve çözünmüş maddelerin büyük bölümünün seçici olarak geri emilmesi, nefron tubüllerin işlevlerinden bir tanesidir. İnsanlarda süzüntü, ilk önce proksimal tubülden, ardından Henle kulpundan, sonra distal tubülden geçer ve en son olarak da toplama kanalı içine girer (Şekil 31.17). Henle kulpunun büyük bölümü ve toplama kanalı medullada bulunurken, Bowman kapsülü, proksimal ve distal tubüller kortekste yer alır. Süzüntü tubüller boyunca hareket ettiği için, suyun %99'u tubül duvarını oluşturan hücreler tarafından geri emilerek, kılcal kan damarları ağı içerisindeki kana geri döndürülür. İnsan böbreği (diğer memelilerin ve kuşların böbrekleri), başlangıçtaki süzüntü neredeyse izotonik olmasına karşın, bu yolla, kan plazmasına göre nispeten daha hipertonik ve yoğunlaştırılmış idrar oluşturur.

Nefron tarafından seçici bir şekilde yoğunlaştırılmış süzüntü oluşturulması son derece ayrıntılı ve karmaşık bir iştir. Bu karmaşıklık, sizin aşina olduğunuz, temelinde iyon pompalaması ve ozmos aşamalarının yer aldığı mekanizmalardan gelmez. Aksine, karmaşıklık, sistemin organizasyonundan gelmektedir: nefronun faaliyeti kesinlikle nefronun olağanüstü anatomisine bağlıdır. Ayrıca, süzüntünün akışından daha sonra ortaya çıkan olaylar, daha önce ne olduğunu kontrol eder. Sonuç olarak, süzüntünün başından sonuna kadar akışı izlendiğinde neler olduğunu anlamak zordur. Gerçi, bizim de öncelikle yapacağımız gibi, nefronun arka ucundan başlangıcına kadar geçen olayları tanımlamak daha anlamlı olur. Göreceğimiz gibi, tüm pompalama işlemlerinin ve nefronun çeşitli bölgelerindeki seçici geçirgenliğin amacı, kortekste düşük, iç medullada çok yüksek

olmak üzere bir derişim gradiyentine sahip çözelti yaratmaktadır. Bu gradiyent, Şekil 31.20'de dokunun gölgeli çizilmesiyle gösterilmiştir. Çözelti, Na^+, Cl^- ve üreyi içerir; bunların herbiri ozmotik olarak çok aktiftir ve bu nedenle su, nefronun suya geçirgen bölümlerinden doku içerisine çekilebilir. Bütün bu önemli yoğunluk farkının nasıl yaratıldığını gördükten sonra şimdi de süzüntüyü başlangıçtan (Bowman kapsülü), sona kadar (distal tubül ve idrar toplama kanalı) izleyeceğiz.

Toplama kanalını terk eden süzüntü çok yüksek derişimde üre içerir. Bu yüksek derişim, çok basit bir yolla oluşturulur: çünkü, tubüller üreye geçirgen değildir ve bu atık ürün, nefron boyunca hareket ederken süzüntü içinde tutulur; aynı zamanda suyun neredeyse tamamı uzaklaştırılır. Kanalın distal kısmı nefronun, üreye geçirgen olmayan yegane bölümüdür. Bu geçirgenlik, medullanın iç kısımlarına doğru gidildikçe ürenin daha yüksek seviyelere ulaşmasını sağlar (Şekil 31.20) ve böylece, burada çok yüksek bir ozmotik potansiyel oluşturur. İç medullada, az miktarda üre geri emildiği için, ozmotik potansiyel burada yine artma eğilimi gösterir- bu da yalnızca az bir miktar ürenin medulladan geçerken kaybedildiğini gösterir. Ayrıca, toplama kanalının distal bölümünde yüksek derişimde tuzlar da bulunur; fakat toplama kanalı Na^+ ve Cl^-'a geçirgen olmadığı için tuzlar, kanal boyunca aşağı doğru inen sıvı içerisinde alıkonur.

Şekil 31.20'de işaret edildiği gibi sodyum iyonları, Henle kulpunun yukarı çıkan kalın bölümünden, aktif olarak dışarı pompalanır, ve burada daha düşük ozmotik potansiyel yaratır. Ayrıca Henle kulpunun çıkan kolunun ince kısmından tuzların dışarı doğru bazı pa-



Na^+'un aktif taşınması, Cl^- elektrostatik olarak onu izler
Tuz iyonlarının pasif taşınması
Suyun pasif taşınması
Ürenin pasif akışı
Süzüntünün ya da idrarın akışı

Şekil, çözünen madde derişimlerini litrede miliozmol x 100 olarak göstermektedir

31.20. Nefronun işleyişi
Nefron, Bowman kapsülünden gelen sıvı içindeki suyun, tuzun ve yararlı maddelerin büyük kısmının geri kazanılmasını, üre ve diğer atıkların yoluna devam etmesini sağlayacak biçimde işlev görür. Bu sistemin en önemli bileşeni, ozmotik olarak aktif maddelerin (özellikle Na^+, Cl^- ve üre) yoğunluk gradiyentine göre iç medulla ile korteks arasındaki derişim gradiyentidir. Bu gradiyent farkının oluşumu metinde açıklanmıştır. Nefron boyunca taşınan süzüntü, bir seri sodyum pompaları ve seçici geçirgenliklerle karşı karşıya gelir. Proksimal tubülde Na^+ pompalanır ve su da ozmotik olarak onu izler. İyonik derişimde önemli bir değişiklik olmaksızın süzüntünün hacmi önemli ölçüde düşürülür. Henle kulpunun inen kolu tuz iyonlarına geçirgen değildir; fakat suyu geçirir. Süzüntü, içinden geçmekte olduğu medulla dokusunda gittikçe artan ozmotik derişimden dolayı daha fazla sıvı kaybeder ve iyonik derişimi artar. Yukarı çıkan kol, tuz iyonlarına geçirgen; fakat suya geçirgen değildir. İyonlar, iç medullada pasif olarak dışarı çıkarken, dış medullada aktif olarak Henle kulpundan dışarı pompalanırlar. Bu, süzüntünün hacmi değişmeksizin tuz derişiminin düşmesini sağlar. Distal tubülde daha fazla tuz dışarı pompalanır ve su da ozmotik olarak bunu izler, bu, süzüntü hacmini daha da düşürür. Toplama kanalının suya geçirgenliği hormonal olarak kontrol edilir; bunun sonucu olarak, süzüntü hacmi, vücudun su gereksinmesine bağlı olarak korunur ya da önemli ölçüde düşürülür. Kanalın distal tubülün sonundaki bölümü üreye geçirgendir; bu maddenin iç medullaya geçişi, nefron işlevinin sağlanmasında duyarlı bir ozmotik derişim yaratır.

sif geçişleri görülür. Daha sonra göreceğimiz gibi bu geçişler, proksimal tubül ve Henle kulpunun inen bölümünden geçerken tuzların süzüntü içindeki yüksek derişiminden kaynaklanmaktadır. Bütün bunların sonucu olarak, nefronu çevreleyen dokuda da bir ozmotik gradiyent olur: iç medulladaki maddeler (iyonlar ve üre) çok yüksek derişimde, dış medulladakiler orta derişimde ve kortekste de düşük derişimde bulunur-hatta kandakinden bile düşük derişimdedir. Şimdi, bu gradiyenti göz önüne alarak, süzüntüyü nefron boyunca izleyebiliriz.

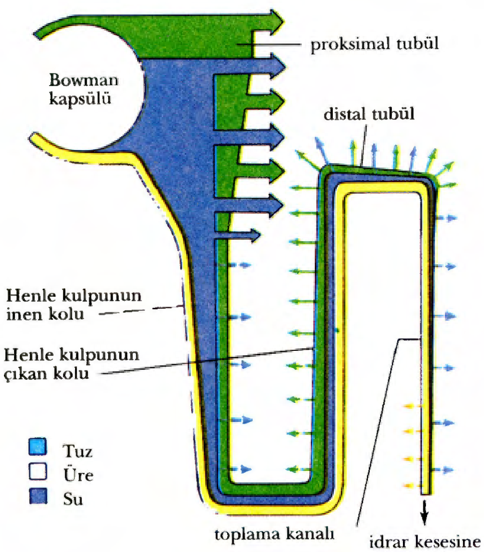
Proksimal tubül içine giren süzüntüde, çözünen madde derişimi nispeten düşüktür. Bu değer, süzüntü proksimal tubül içinde hareket ederken biraz yükselir; fakat süzüntünün hacmi belirgin biçimde düşer (Şekil 31.21). Bunun nedeni, proksimal tubülün, süzüntü içideki sodyumun %75'ini dışarıya pompalaması ve süzüntüdeki suyun dörtte üçünün bunu ozmotik olarak takip etmesidir. İlerde göreceğimiz gibi uzaklaştırılan su ve tuz bu noktada kılcal kan damarları tarafından geri emilirler. Uzaklaştırılmayanlar, kendilerine karşı geçirgenliğin olmadığı ya da özgül pompaların bulunmadığı diğer maddeler ve üredir; bu moleküller, süzüntü içerisinde kalırlar.

Süzüntünün kalan %25'lik kısmı Henle kulpunun inen koluna geçer. Bu inen bölüm, suya geçirgen; fakat tuza geçirgen değildir. Daha önce açıklamış olduğumuz ozmotik gradiyentten dolayı, geri kalan suyun %75'i inen tübülü terk eder; şimdi başlangıçtaki suyun %6'sı kalmıştır ve tuz derişimi buna bağlı olarak yükselir (Şekil 31.20,21).

Süzüntü, şimdi çıkan kola girer. Çıkan kol suya geçirgen değildir, bu nedenle nefronun bu bölümünde hacimde bir değişiklik olmaz. Çıkan kolun ince olan bölümü tuz iyonlarına geçirgendir ve bazıları iç medullaya geçerek burada bulunan üreyle birlikte dokunun ozmotik potansiyelini artırır. Çıkan kolun kalın bölümünde ise, daha önce yukarıda ifade ettiğimiz gibi dış medullanın ozmotik potansiyelinin artışına yardımcı olmak üzere Na^+ aktif olarak dışarı pompalanır (Şekil 31.20). Bu nedenle, Henle kulpunun çıkan kolundan geçen süzüntünün tuz derişimi, büyük oranda düşmüştür ve bu noktada Bowman kapsülünden giren tuzların yaklaşık olarak yalnızca %4'ü kalmıştır. Doğal olarak ürenin hepsi ve diğer atıklar hala süzüntü içinde tutulmaktadır.

Distal tubül, proksimal tubüle çok benzer şekilde iş görür: sodyum iyonları dışarı pompalanır ve nefronun bu bölümünün suya geçirgen olmasından dolayı, su da bunu izler. Sonuçta, süzüntünün hacmi, %50 daha düşürülür; nefron içine giren başlangıç suyunun yaklaşık %3'ü ayrılır (Şekil 31.21). Yine, üre kaybı yoktur. Bu noktada tuz derişimi, süzüntü içinde hiç olmadığı kadar düşük bir derişimdedir.

Şimdi, kalan bu süzüntü, toplama kanalına girer. Toplama kanalı suya geçirgen olabildiğinden ve medullanın derinliklerine doğru inildikçe ozmotik potansiyel arttığından, derişik idrar oluşturmak için, kalan suyun %75'i de bu evrede kaybedilebilir. Ancak, bu geçirgenliğin derecesi belirli hormonlar tarafından kontrol edilir (33. Bölümde tartışılacağı gibi özellikle ADH). Hormon düzeyi, kanın ozmotik derişiminin ölçüsü temel alınarak beyin tarafından düzenlenir. Eğer kanın yoğunluğu azalırsa, toplama kanalının duvarı suya

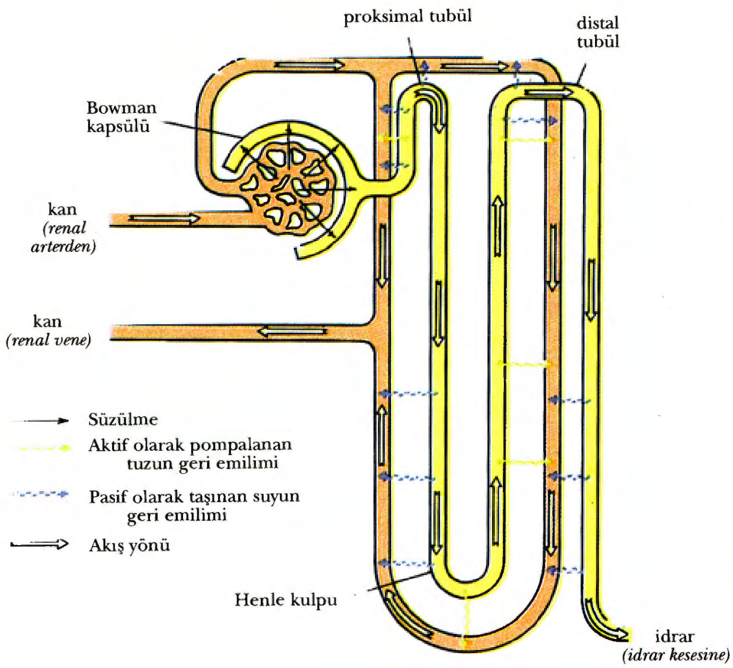


31.21. Nefronda sıvı hacmindeki değişiklikler
Bu şematik sunumda, sistemin her noktasında halen bulunan sıvının başlangıçtaki süzüntüye göre miktarını ve aynı zamanda her bir önemli bileşeni –su, tuz iyonları ve üre- gösterebilmek için tubüllerin genişliği farklı biçimde gösterilmiştir. Her bölgedeki seçici geçirgenlik ve sodyum pompalarının yerleşimi ayrıca belirtilmiştir. Tuz ve suyun %75'i proksimal tubülde kaybedilir, geri kalan suyun yaklaşık %75'i inen kolda kaybedilir, geri kalan tuz iyonlarının yaklaşık %80'i çıkan kolu terkederler. Geri kalan suyun ve tuz iyonlarının %50'si distal tubülde kaybedilir ve geri kalan suyun %75'i toplama kanalında kaybedilir.

geçirgen olmayan hale getirilir ve idrarla fazla miktarda su atılır; eğer beyin, tuz yoğunluğunda bir artış olduğuna karar verirse, bu sefer toplama kanalı suya fazlaca geçirgen hale getirilir, daha fazla su medullaya geçerek orada kılcal kan damarları tarafından geri emilir.

Suyun ve başlangıçtaki süzüntüde bulunan tuzların neredeyse tamamının geri emilme ihtiyacı, nefron ile kılcal kan damarları arasındaki yakın ilişkinin nedenini açıklamaktadır. Bu maddeler, dışarıya pompalandıkları ya da ozmotik olarak dışarıya çıktıkları zaman medulla ve korteks dokusuna girerler. Tuzlar, medulla içinde, kılcal kan damarlarından geçen kandan daha yüksek derişimde bulundukları için, kolayca geri emilirler. Diğer yandan su, özellikle kortekste geri emilir; kortekste, süzüntüye geçemeyen plazma proteinlerinin bol olması nedeniyle kanın ozmotik derişimi dokulardakini aşar.

Su, kılcal kan damarları içine geri emilen tek madde değildir. Normal sağlıklı bir insanda glukozun hepsi, amino asitlerin hemen tamamı ve iyonların büyük çoğunluğu geri emilerek kana geri verilir. Bu geri emilme olaylarının büyük çoğunluğu aktif taşıma ile olur, bu nedenle de tubül hücreleri tarafından enerji kullanımı olur. Genel olarak, böbrek, porları geçebilecek büyüklükteki birçok molekülün glomerulus içindeki kandan dışarıya çıkması için zorlayarak ve daha sonra, tubülleri ve Henle kulpunu çevreleyen kılcal kan damarlarına, bu moleküllerin geri emerek işlev yapar (Şekil 31.22). Bu sayede böbrek, birçok maddenin kan içine geri dönmesini engelleyerek, etkili bir şekilde ve otomatik olarak atılmasının sağlar. Açıkçası bu sistem, kan içine geri dönebilecek her atık madde için özel bir pompalama sisteminin olmasından çok daha güvenilirdir.



31.22. Nefronda, süzülme ve geri emilim olaylarının özeti
Renal arterden gelen kan içindeki sıvı, Bowman kapsülü içindeki kılcalların duvarından dışarı doğru itilir. Su, iyonlar ve küçük moleküller, bu filitreyi geçerek renal pelvise açılan tubüllere, oradan da idrar kesesine doğru hareket ederler. Bu yolda aktif olarak tubül dışına çıkan iyonlar ve küçük moleküllerin yanında, ozmoz yoluyla tubüllerden ayrılan su, tubülle yakın ilişkisi bulunan kılcal kan damarlarından geri emilebilir. Suyun büyük bölümünün geri emilmesi proksimal tubül ve distal tubüllerde olur. Tuz geri kazanımı, bütün kılcal damar dolaşımının üzerinde gerçekleşir.

Bu kapsamlı geri emilime karşın, idrar, üre ve diğer "atık" maddelerin yoğun çözeltisinden ötede bir sıvıdır. Gerçekte pek çok madde için bir böbrek eşik değeri vardır. Eğer böyle bir maddenin kandaki derişimi, böbreğin bu eşik değerini aşarsa, kılcal kan damarlarınca süzüntüden geri emilemeyeceği için idrarda görülür. Glukoz, yüksek eşik değerine sahip maddelere bir örnektir. Glukoz için eşik değeri, normal kan glukoz değerinden çok yüksek olduğu için, doğal olarak bütün glukoz süzüntüden kana geri emilir. Ancak, eğer kan glukoz düzeyi diyabetik hastalarda olduğu gibi çok fazla yükselirse, idrarda şeker görülür. Fazla şekerin böbrekler tarafından uzaklaştırılması, boşaltım organlarının, azotlu atıkların atılmasından daha fazla iş yaptıklarını bir kez daha gösterir; bunlar, canlının iç sıvı ortamının nispeten değişmez tutulmasının sağlanmasında çok önemli bir rol oynar. Böbrekler ayrıca, sodyum, potasyum, bikarbonat, fosfat ve klor gibi çeşitli iyonların gerçek derişimlerinin kan plazması içinde nispeten sabit kalmasını sağlayarak kanın bileşiminin düzenlenmesine yardımcı olur. Bir iyonun kandaki, dolayısıyla da glomerular süzüntü içindeki derişimi, böbrek eşik değerini aşarsa, bu fazlalıklar süzüntüden geri emilmez ve idrar içine salınır. Daha önce de anlatmış olduğumuz gibi, kan içindeki iyonik derişimin belirgin olarak kararlı bir düzeyde kalması ve idrar içinde fark edilebilir önemli değişikliklerin olması, düzenlemenin kapsamı hakkında fikir verir. Tüm maddeler, yukarıda tanımladığımız süzülme/ seçici - geri emme olaylarına maruz kalmazlar. Penisilin gibi büyük moleküller glomerulusun porlarından geçemezler; bu maddeler, tubüllere komşu ikinci kılcal damar ağından alınarak aktif olarak uzaklaştırılır. Bu tubüler salgılama, glomerular ekskresyonu (boşalımı) tamamlar ve kanın bileşiminin boşaltımla ayarlanmasının etkinliğini artırır.

Belki de ilk defa geçmişte yaşamış deniz omurgalılarında ortaya çıkan glomerular böbrek, günümüzde yaşayan tatlısu balıklarının atalarının kendi vücut sıvılarına göre nispeten hipertonik olan tatlısuya geçişlerinde önemli rol oynadı. Daha önce görmüş olduğumuz gibi, tatlısu balıkları sabit bir su ortamı içinde bulunurlar. Diğer yandan günümüz deniz balıklarının su tutma bakımından sorunları vardır, bu nedenle glomerulusun aktivitesi ve gelişimi azaltılmıştır. Karasal omurgalılar da fazla miktarda su atmaya ihtiyaç duymazlar. Bu nedenle deniz balıklarında olduğu gibi, sürüngenlerde ve kuşlarda glomerulusların önemi azalmıştır ve ürik asit atılmasının büyük bölümü, glomerular olmaktan çok tubülerdir. Bunun aksine, memelilerde evrim, glomerulusları indirgemiyerek; fakat daha etkili bir su geri emilimini sağlamak için, daha uzun tubüller ve Henle kulpunu geliştirmek yönünde bir etki göstermiştir; tahmin edilebildiği gibi en uzun tubüller ve kulplar, çok kurak ortamlarda yaşayan türlerde görülür.

Omurgalılarda boşaltımla ilgili özel adaptasyonlar Omurgalıların böbrekleri, derişik idrar üretme kapasitesi bakımından önemli ölçüde değişiklik gösterir. Deniz balıklarının kandan daha yoğun idrar üretmede başarısız olduklarını ve bu nedenle de fazla tuzu, başka bir yolla -solungaçlarındaki özel hücrelerle- uzaklaştırdıklarını hatırlayacaksınız. İçilecek tatlısu olmayınca, deniz kaplumbağaları ve deniz kuşları (örneğin, albaratos kuşları ve penguenler), içtikleri deniz suyundaki fazla tuzu başka mekanizmalarla uzaklaştırmak zorundadırlar. Bu hayvanlar, başta, burnun yakınında yer alan ve tuzu çok derişik çözelti halinde uzaklaştırabilen, özel bezlere sahiptirler.

Fokbalıkları ve bazı balinalar, nadiren su içerler; bunlar vücutlarının su gereksinmesini, yedikleri balıkların vücut sıvılarıdan sağlarlar ve böylece balıkların tuzu solungaçlarından atma yeteneğinden yararlanırlar. Bununla birlikte bir balığın diyeti daha çok proteinden oluşmuştur ve fazla miktarda üre atarlar. Bu hayvanlar, yüksek derişimli üre içeren idrar meydana getirebilen böbreklere sahiptir. Bazı balinalar balık yerine deniz omurgasızlarını yerler ve bundan dolayı daha çok aşırı miktarda alırlar; bu türler de görünüşe göre tuz derişimi yüksek idrar meydana getirebilir.

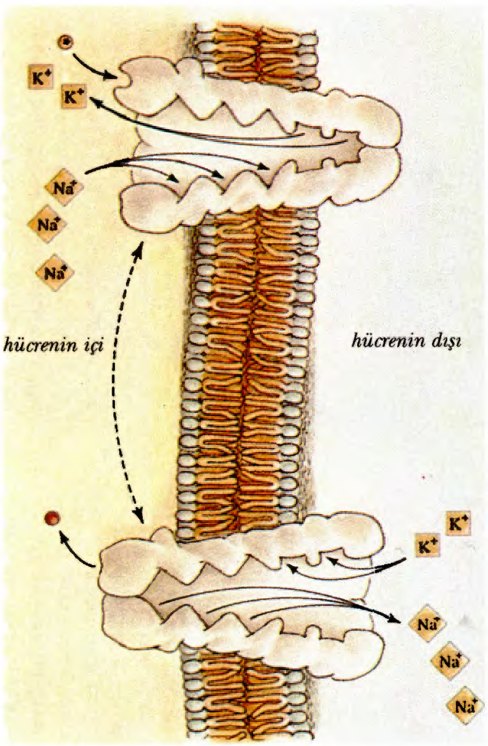
Çölde yaşayan kanguru sıçanları neredeyse hiç su içmedikleri gibi, suyu sulu besinler yiyerek de elde etmezler. Bunlar su gereksinmelerinin büyük kısmını yedikleri kuru tohumların, solunum sırasında yıkımından açığa çıkan metabolik sudan sağlarlar. Bu canlılar suyu çok iyi koruma özelliğine sahip olmak zorundadırlar. Onun için bu hayvanlar, günün sıcak saatlerinde aktif değillerdir; terlemezler; çok kuru dışkı atarlar ve çok derişik idrar meydana getirebilen olağanüstü etkili böbreklere sahiptirler.

İnsan böbreğinin, çok yüksek tuz ya da üre derişimine sahip idrar üretebilme yeteneği yoktur. İnsanlar, deniz balıkları, kaplumbağalar ve kuşlarınki gibi alternatif boşaltım mekanizmalarına sahip değildir. Denizde sürüklenmiş bir gemide uzun süre kaldığında, bu durum insanlar için gerçekten çok ciddi tehlikelere yol açabilmektedir. Deniz suyu içmek bunların içinde buldukları koşulları daha da zorlaştırır; çünkü tuzu vücutlarından uzaklaştırma aşamasında, içtiklerinden daha fazla su kaybederler. Eğer kaybettikleri suyu, fokbalıklarında olduğu gibi, yedikleri balıklarla sağlamaya çalışırlarsa, ürenin uzaklaştırılması aşamasında çok fazla su kaybederler. İnsan böbreği zaten denizde ya da çok kurak bir ortamda yaşamak için adapte olmamıştır.

İYONLARIN AKTİF TAŞINMASININ HÜCRESEL TEMELİ

Boşaltım ve ozmoregülasyon hakkında şimdiye kadar yaptığımız tartışmalarda, hücresel düzeydeki olaylara çok az dikkat etmiştik. Bazı maddelerin aktif taşınımına değinmiştik; özellikle sodyum iyonları, böbrek tubülleri ve Malpigi tüplerinin duvarındaki hücrelerden, deniz kuşlarının ve kaplumbağalarının burun bezlerinde bulunan ozmoregülatör hücrelerden, kemikli balıkların solungaçlarında ve kıkırdaklı balıkların rektal bezlerinde bulunan tuz salgılayan hücreler tarafından dışarı taşınır. Aktif taşıma işlemi hakkında ne bilinmektedir?

Sodyum-potasyum pompası Sürekli olarak tekrarladığımız gibi, hayvanlar, hücreleri için değişmeyen bir sıvı ortam sağlama eğilimindedirler ve bu sıvı, vücut sıvıları ile yaklaşık olarak aynı ozmotik derişimde olmalıdır. Bundan hücre içi ve dışı sıvıların aynı iyonik bileşimde olması gerektiği anlaşılmamalıdır. Aksine, bunların bileşimi son derece farklıdır. Bütün bitki ve hayvan hücreleri, belirli iyonları, içinde bulundukları sıvı ortamdan daha yüksek derişimde ve diğer bazı iyonların hücre içi derişimlerini de hücre dışı sıvıdakinden düşük ve sabit tutma eğilimindedir. Örneğin, hücrelerin çok büyük bir bölümü, sodyum iyonlarının (Na^+) hücre içi derişimlerini, içinde bulundukları sıvı ortamdan daha düşük düzeyde tutarken aynı zamanda potasyum iyonlarını (K^+) hücre dışı sıvıdan birçok kereler daha yüksek derişimde tutarlar.



31.23. Sodyum- potasyum pompası
Sodyum pompası hücrenin enerjisini kullanır ve sodyumun yoğunluk gradiyentine karşı aktif taşınımını sağlar. İki potasyum iyonuna karşılık, üç sodyum iyonu değiştirilir; iki iyon da harekete başladıkları bölgede daha derişik olarak bulunurlar. Net iyonik etki, pozitif yüklerin hücre dışına pompalanmasını sağlar ve hücrenin dışına göre iç kısmı negatif yüklü olur.

4. Bölümde gördüğümüz gibi, hücre zarında bulunan özel pompalar, ozmotik ve/ya da elektriksel yoğunluğa karşı, maddeleri hücre zarından taşımak için enerji kullanırlar. Hayvanlarda bunların en önemlisi, ATP tarafından fosforile edildiği zaman yapısı değişikliğe uğrayan bir transmembran protein olan sodyum-potasyum pompasıdır (Şekil 31.23). Belli bir biçimde olduğu zaman bu pompa, hücre dışına doğru açıktır ve Na^+'ya düşük, K^+'ya yüksek ilgi gösterir. Diğer bir biçimde de hücre içine açıktır ve K^+'ya düşük, Na^+'ya yüksek ilgi gösterir. Bunun sonucunda, hücre içinde bağlanan Na^+ hücre dışına salınırken, hücre dışından bağlanan K^+ da hücre içine salınır. Bu iyon pompası, glukozun hücre içine taşınması sırasında gereksinme duyulan enerjiyi elde etmek için daha sonra kullanılan elektrokimyasal bir Na^+ gradiyenti oluşturur (bakınız sayfa 108, Şekil 4.21). Benzer bir strateji, amino asitlerin hücre içine hareketinde de görülür. Sodyum - potasyum pompası ayrıca sinir ve kas hücrelerinde elektriksel aktivitenin oluşturulmasından ve hücre hacminin düzenlenmesinden de sorumludur. Kabaca, dinlenme halinde vücut tarafından tüketilen ATP'nin %30'u sodyum-potasyum pompa sisteminin yakıtı olarak kullanılır.[3]

Fakat bu ayrıntılar, boşaltım ve ozmoregülatör organların epitel hücrelerindeki aktif taşımayı nasıl açıklar? Bu hücreler görünüşe göre aynı temel pompalama sistemini kullanırlar; fakat yaptıkları iş özellikle karmaşık bir iştir. Bir deniz balığının solungaçlarındaki ozmoregülatör hücreleri tartışalım: bu hücreler, tuz iyonlarını - Na^+ ve Cl^- - kandan ve doku sıvısından alıp uzaklaştırmak ve etraflarını çevreleyen deniz suyuna, bir tip iyonu, aktif olarak salgılamak zorundadır (diğerleri de elektrik yükünü dengelemek için elektrostatik olarak bunları izlerler). Ya da bir memeli böbreğinde, Henle kulpunun yukarı doğru çıkan kolunun duvarındaki hücreleri düşünün: Bu hücreler fazla miktarda Na^+ ve Cl^- iyonlarını tübüler sıvıdan alarak uzaklaştırırlar, Na^+ aktif olarak nefronu çevreleyen doku sıvısı içine geri emilirken, Cl^-'de bunu izler. Her iki durumda da bu hücreler, sadece daha fazla tuz iyonlarını sitoplazmalarından dışarı atmanın ötesinde bir iş yaparlar. Bunlar, iyonları, bir tarafta alıp diğer tarafta dışarı atmaktadırlar. Diğer bir ifadeyle, iyonlar, bir balığın doku sıvılarını deniz suyundan, ya da memeli nefronunu doku sıvısından ayıran hücre bariyerini boydan boya geçmektedirler. Hücrenin her iki yüzeyindeki zarlar farklı biçimde işlev görürler.

Tuz iyonlarının, zarın bir yüzünde hücre içine pasif olarak difüze olduğu ve daha sonra diğer yüzden aktif olarak hücreyi terkettiği hipotezi geliştirilmiştir. Bu hipotez bir tatlısu balığının solungaçlarında ozmoregülasyon mekanizmasını nasıl açıklayabilir? Bu hücreler, etrafını çevreleyen su ortamından tuzu alıp kandan türemiş olan doku sıvısı içine, bu tuzları salgılamak zorundadır. Böyle bir pompa yalnızca, hücrenin doku sıvısı tarafında aktif olup Na^+ ya da Cl^- iyonlarını hücre içinden doku sıvısı içine pompalayacaktır. İyonların bu şekilde uzaklaştırılması, hücredeki tuz iyonu derişimini, çevredeki sudakinin altına düşürürdü ve eğer hücrenin çevreye bakan yüzeyindeki hücre zarı, Na^+ ve Cl^- iyonlarına geçirgen olsaydı, bu iyonlar pasif

[3] Bitki hücresinin zarı hayvan hücresinin zarından belirgin olarak farklıdır; çünkü zar pompaları Na^+ yerine H^+ iyonlarının taşınmasından sorumludur. Açıkça bu özellik bitkilere zar potansiyelinin hayvanlarınkine göre yaklaşık iki defa daha büyük olmasını sağlar. Bu iyon gradiyentinin esas amacı şeker ve aminoasitlerin hücre içine birlikte taşınmasını (transportunu) güçlendirmedir.

olarak çevre sıvısından hücre içine girme eğilimi gösterirdi. Diğer bir ifadeyle, hücreye bir yüzeydeki ortamdan pasif olarak difüze olan iyonlar, diğer yüzeyden pompa aracılığıyla aktif olarak doku sıvısı içine atılacaklardır.

ÇALIŞMA SORULARI

1. Günümüzde yapay böbrek makineleri vardır; fakat karaciğerin yerine koymak için, eşdeğer hiçbir makine yoktur. Normal diyetle beslenen bir birey için bir makine tasarlanabilir mi? Eğer bir yapay diyet uygulansaydı, iş daha kolay olur muydu? (s. 886-87)
2. Somon balıkları ve bazı yılanbalıkları gibi tatlısulardan denize (ve geri) göç eden birkaç tür vardır. Göç sırasında, böyle hayvanların vücudunda, hangi fizyolojik değişikliklerin (eğer varsa) olması gereklidir? (s. 888-90).
3. Böbrekler, vücudun değişen ihtiyaçlarına göre, kan hacmini (ve dolayısıyla kan basıncını) nasıl düzenleyebilmektedir? (s. 895-903.
4. Böbreğin ayrıntılı süzme ve yoğun hale getirme işlemleri harcanan enerji açısından, kandaki üreyi doğrudan dışarı pompalamak ve fazla tuzları dışarı atmak için gerekli olan enerjiye göre daha ucuza mı gelmektedir? Eğer değilse, neden değil? Eğer böyleyse, o zaman, bu ayrıntılı yapının amacı nedir? (s. 896-904).

BÖLÜM İLE İLGİLİ KAVRAMLAR

ÖNERİLEN KAYNAKLAR

- Bitkilerdeki sıvıların düzenlenmesi
  - Bitkilerin, sıvı-düzenlemede karşılaştığı zorluklar
  - Bitkilerde sıvı düzenleme mekanizmaları
- Hayvanlardaki sıvıların düzenlenmesi
  - Hayvanların sıvı düzenlemede karşılaştıkları zorluklar
    - karasal hayvanlarında tatlısu hayvanlarında ve deniz hayvanlarında
  - Omurgalı karaciğerinin rolü
  - Deniz hayvanlarda ozmoregülasyon
  - Tatlısu omurgasızlarında ozmoregülasyon
    - kasılgan (kontraktil) koful
    - alev hücresi sistemi
  - Tatlısu balıklarında ozmoregülasyon
  - Karasal omurgasızlarla ozmoregülasyon
    - nefridyumlar
    - Malpighi tüpleri
  - Karasal omurgalılarda ozmoregülasyon
    - böbrek anatomisi
    - nefron anatomisi
    - nefronun çalışması: geçirgenlik ve pompalar
    - nefron regülasyonu
    - kılcal damarlarda su ve tuzun geri alınması

SCHMIDT-NIELSEN, K., 1959. Salt glands, *Scientific American* 200 (1). *The salt-secreting glands of marine birds and turtles are described.*

SCHMIDT-NIELSEN, K., 1959. The physiology of the camel, *Scientific American* 201 (6). (Offprint 1096) *Fascinating discussion of the special adaptations that enable camels to survive and prosper in the desert.*

SCHMIDT-NIELSEN, K., 1983. *Animal Physiology: Adaptation and Environment*, 3rd ed. Cambridge University Press, New York.

SCHMIDT-NIELSEN, K., and B. SCHMIDT-NIELSEN, 1953. The desert rat, *Scientific American* 189 (1). (Offprint 1050) *The extraordinary osmoregulatory abilities that allow the desert rat to survive without ever drinking.*

SMITH, H. W., 1953. The kidney, *Scientific American* 188 (1). (Offprint 37)

SMITH, H. W., 1953. *From Fish to Philosopher.* Little, Brown, Boston. (Paperback edition by Doubleday Anchor Books, 1961.) *A little classic on vertebrate evolution in terms of osmoregulation and excretion, enlivened by liberal doses of personal philosophy.**

VALTIN, H., 1983. *Renal function.* Boston, Little, Brown.

* Available in paperback.

Bölüm **32**

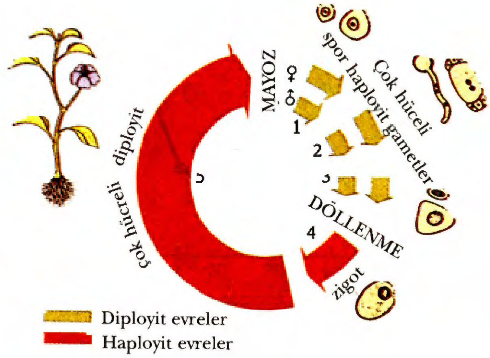
BİTKİLERDE GELİŞME VE KİMYASAL KONTROL

Organizmaların çoğu çevrelerindeki değişime tepki gösterir. Bakteriler besinin fazla olduğu yöne doğru yüzerler, bitkiler yapraklarını güneşe doğru eğerler, hayvanlar genel olarak besine doğru yönelirler ve avcı türlerden uzaklaşırlar. Hangi organizma olursu olsun, bilgi akışı üç adımda gerçekleşir: organizma tarafından ilgili uyarımın alınması, bilginin reseptör bölgeden tepkinin oluştuğu bölgeye iletilmesi ve tepkinin oluşması. Birhücreli organizmalarda bu üç işlevin tümü aynı hücrede gerçekleştirilir; ancak çok hücreli organizmalar bu işlevlerin herbiri için özelleşmiş dokulara sahiptirler. Hayvanlarda bu sistemler oldukça ayrıntılıdır; bu nedenle onlardaki bilgi akışını incelemek için altı bölüm ayırmak zorunda kaldık. İki bölüm kimyasal iletişim, bir bölüm sinir iletişimine, bir bölüm duyu alımına, iki bölüm de kas hareketlerinin fizyolojisi ve davranışa ayrılmıştır. Bununla birlikte, bitkilerde ilgili uyarımların büyüklüklerini ve olası tepkileri anlamak pek kolay olmayıp, kolayca gözlenmezler. Bitkiler, pek çok kimyasal uyarıya, dokunmaya ve ışığa cevap vermelerine karşın; bitkiler bildiğimiz anlamda, görmezler, işitmezler, koku ya da tat almazlar. Bitkilerin bu uyarılara tepkileri, genellikle, büyümedeki değişikliklerden ibarettir. Bu bölümde, önce bitki büyüme ve gelişim modellerini özetleyeceğiz, daha sonra da bir bitkinin farklı kısımlarının büyümesini ve diğer etkinliklerini koordine eden uyarı sistemlerini inceleyeceğiz.

BİR ANGİOSPERM BİTKİNİN GELİŞİMİ

Yüksek bitkilerin yaşam döngüsünün ana hatları 22. Bölümde verilmiştir. Diploit bir zigot, çok hücreli haploit erkek ve dişi gametlerin birleşmesiyle oluşur (Şekil 32.1). Döl almaşlı üreme sistemlerindeki evrimsel eğilim haployit evrenin indirgenmesi yönündedir. Angiospermlerde zigot önce bir embriyo olarak gelişir; daha sonra embriyo içerdiği suyu büyük ölçüde kaybeder ve metabolik olarak dinlenme halindeki bir tohuma dönüşür. Tohumlar yayılmak ve karasal ortamda yaşam sürdürmek için evrimsel bir uyumdur; büyüme için koşullar uygun hale gelinceye değin embriyonun beklemesine izin verir.

Tohum çimlendikten sonra bitki vejetatif olarak büyür ve daha sonra çiçektir. Çiçekler yeni gametler (polen ve yumurtalar) oluşturur. 29. Bölümde değindiğimiz gibi, ılıman kuşakta yaşayan bitkilerin çoğu, daha sonra, üç "yol"dan birini izler: tek yıllıklar üreme için herşeyi harcarlar ve ölürler; otsu çok yıllıklar, toprak üstü dokularını atarlar, ancak köklerinde, yumrularında ya da soğanlarında biriktirilmiş eneriyi kullanarak ertesi yıl toprakùstü kısımlarını yeniden oluştururlar[1]; odunsu çok yıllıklar, gövdelerini ve dallarını korurlar ve her dem yeşil ya da yaprak dökücü olup olmadıklarına bağlı olarak yapraklarını dökerler ya da korurlar. Daha sonra göreceğimiz gibi, bitkisel hormonların ana rollerinden biri, çimlenme, büyüme, çiçeklenme ve kış mevsimine hazırlanmak için gerekli faaliyetlerde ana değişimleri koordine etmektir.



32.1 **Angiospermlerin yaşam döngüsü**

TOHUM VE ÇİMLENMESİ

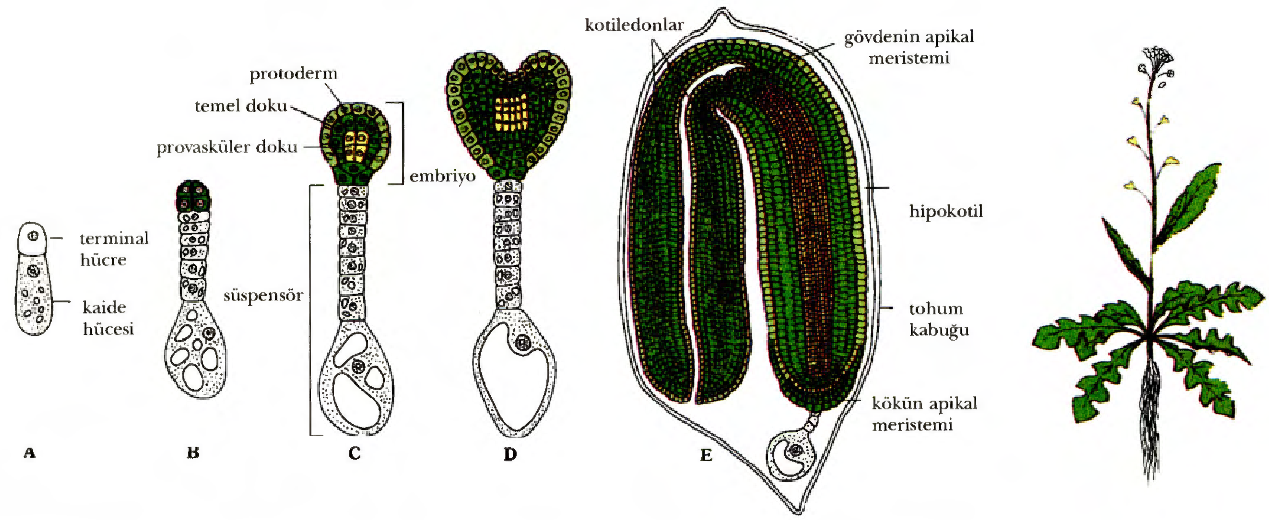
Bir angiosperm bitkinin yumurta hücresi, ana bitkinin ovaryumu içinde tutulur ve bir polen tanesindeki sperm nukleusu tarafından orada döllenir. Döllenmeden sonra zigot, bir dizi mitoz bölünme geçirir ve küçük bir ***embriyo*** haline gelişir. Bu embriyo, besin depo eden ***endosperm*** adı verilen bir doku ile birlikte, sert ve koruyucu bir ***tohum kabuğu*** tarafından kuşatılır. Embriyo, endosperm ve tohum kabuğundan oluşan bu bileşik yapısı, tohum ismi verilir. Bezelye ve fasulye gibi bazı bitki türlerinde, embriyo, tohum ana bitkiden ayrılmadan önce, tüm endospermi absorblar. Mısır gibi diğer türlerde ise, embriyo, tohum çimlenmeye başlayıncaya değin önemli miktarda endosperm absorblamaz.[2] Gelişimin embriyonik evreleri genellikle uzun sürmez; olgun tohum ana bitkiden ayrıldığı sırada tohum oldukça kurudur ve embriyosu da genellikle dinlenme halindedir.

Embriyonun gelişimi Bir yumurta hücresi döllendikten kısa bir süre sonra bir dizi değişiklik geçirmeye başlar. Daha önce çok ince olan çeperi kalınlaşır; endoplazmik retikulum ve Golgi aygıtı yaygınlaşır; ve yeni ribozomlar sentezlenir.

İlk hücre bölünmesi döllenmeden bir ya da birkaç gün sonra ortaya çıkabilir. Bunun sonucunda daima farklı büyüklükte iki hücre oluşur. Bunlar, daha küçük olan, kofulsuz, terminal hücre ile daha büyük olan, ve koful içeren kaide hücresidir. Bu iki hücrenin daha sonraki gelişimleri büyük farklılık gösterir. Terminal hücre gerçek embriyoyu verirken, kaide hücresi üç enine bölünme geçirerek uzun

[1] Birkaç tür iki yıllıktır; bunlar ilk yıl vejetatif olarak büyürler, kışı mevsimini yeraltı kökleri olarak geçirirler, ikinci mevsim yeniden büyürler, çiçek açarlar ve daha sonra ölürler.

[2] Besin dokusu olan endospermin oluşumu insan beslenmesi açısından büyük önem taşır. Örneğin fasülyeler protein biriktirir, tahıllar nişasta biriktirir, diğer tohumlar ise toprağa bağımlıdırlar.



32.2 Çoban çantasının (*Capsella*) embriyonik gelişimi (A) Zigotun ilk bölünmesi sonucu, küçük bir terminal hücre (yeşil) ve daha büyük bir kaide hücresi oluşur. (B-C)Terminal hücredeki bölünmeler küresel embriyoyu, kaide hücresindeki bölünmeler ise sapa benzer bir suspensör oluşturur. Küresel embriyo kısa bir süre sonra üç tip dokuyu oluşturmak üzere farklılaşır; yüzeyde protederm, merkezde provasküler doku ve ikisi arasında kalan temel doku,(D) Daha önce küresel olan embriyo, kotiledonları oluşturacak olan tepe şeklindeki iki çıkıntı oluşmaya başladıkça kalp şeklini alır. (E) Tohumun içinde kalan kotiledonlar ve hipokotilin uzaması embriyonun geriye, kendi üstüne doğru katlanmasına neden olur. Ayrıca, tamamen büyümüş bir bitki de gösterilmiştir.

bir **suspensör** yapı oluşturur (Şekil. 32.2A, B). Bu yapı, embriyo yalnızca tohum içerisinde iken işlev görür ve büyük bir olasılıkla embriyoyu besleyicilere doğru iter. Şimdi çobançantası adı verilen ve çok çalışılmış bir dikotil bitki olan *Capsella*'nın embriyonik gelişimini izleyelim.

Terminal hücre, üç farklı tip dokunun farklılaşmaya başladığı küresel bir yapı oluşturur: dışta, epidermis dokusunu oluşturacak olan bir ***protoderm*** tabakası; daha içte, kambiyumu ve iletim dokularını verecek olan merkezi bir ***provasküler doku;*** ve ortada, korteksi oluşturacak olan ***temel doku*** (Şekil 32.2C). Ondan kısa bir süre sonra, suspensorun karşısındaki embriyo kısmında tepecik şeklinde iki yapının oluşmasıyla küresel-evredeki embriyonun ışınsal simetrisi, ortadan kalkmaya başlar (Şek. 32.2 D). Embriyoya kalpsi bir görünüm veren bu tepecikler ***kotiledonları*** ya da embriyo yapraklarını oluştururlar. Embriyonun kotiledonların bağlanma noktasının tam altındaki kısmına ***hipokotil*** adı verilir; hipokotil genç bitkinin gövdesinin ilk bölümünü oluşturacaktır.

Capsella'nın kotiledonları ve hipokotil, tohum içerisinde, çok sınırlı bir alanda uzamayı sürdürdükçe[3], embriyo geriye doğru kendi üzerinde kıvrılmaya başlar (Şekil 32.2E). Angiospermlerde yaygın olan bu kıvrılma türlerin hepsinde görülmez.

Embriyo hücrelerinin çoğu, oluşturacakları dokuların özelliklerini giderek daha fazla kazanır; embriyo ekseninin her iki ucundaki küçük hücre kümeleri ise nispeten farklılaşmadan kalırlar. Kotiledonların bağlanma noktasının tam arkasında yerleşim gösteren bir küme, ***gövdenin apikal meristemini*** oluşturacaktır. Suspensor'un yakınındaki embriyonik eksen kutbunda yer alan diğer küme ise ***kökün apikal meristemini*** oluşturacaktır (Şekil 32.2E). Bazı türlerde, embriyonik gelişim sırasında bu meristemlerdeki hücre bölünmeleri bir **epikotil** çoğunlukla ilk gerçek yaprağı (pulumula) oluşturan, katile-

[3]Daha doğru bir tanımla embriyo, onu kuşatan ovül içinde gelişir; zamanla ovül gerçek bir tohuma dönüşür.

donların bağlanma noktası üzerindeki sürgün bölgesi ile embriyo ekseninin diğer ucunda birincil köke dönüşecek olan bir **radikulayı** oluşturur (Şekil. 32. 3).

Böylece, embriyoyu, gelişmesinin normal olarak yavaşladığı ve tohum çimleninceye kadar kırılmayacak olan bir dinlenme evresine girdiği bir noktaya kadar izlemiş olduk. Bu uyku halinin tam nedeni nedir? Uyku hali, olasılıkla, bir dizi etmenin birbirleriyle etkileşimi sonucu oluşmaktadır. (1) bazı bitkilerde, içerdikleri besleyicilerin kotiledonlara taşınması nedeniyle tümüyle kullanılan endosperm miktarındaki azalma; (2) embriyonun çevresindeki dokularda belirli hormonların konsantrasyonlardaki azalma, (3) giderek artan dehidrasyon, pigment birikimi, hücre çeperi kalınlaşması ve sertleşmesi dahilki bunlar tohum içindeki ışık düzeylerinin anlatmaya yönelik değişikliklerdir, tohum kabuğu hücrelerindeki değişiklikler, (4) tohumda, embriyo dışındaki dokular tarafından salgılanan büyümeyi engelleyici maddelerin salgılanmasını kapsamaktadır.

Bir angiosperm bitki ile bir çok hayvanın embriyonik gelişimleri arasındaki bazı temel farklılıklar aşağıda özetlenmiştir.

1. Hayvanların aksine, bitkiler, hücre büyümesinin eşlik etmediği erken bir gelişme evresi geçirmezler; her iki süreç, yani hücre bölünmesi ve büyüme, tipik olarak birlikte ortaya çıkar.[4]

2. Bitki hücreleri morfogenez sırasında göç etmezler. Hücre çeperi, hücrelerin şekillerini sınırlar ve orta lamel her bir hücreyi komşu hücrelere bağlama eğilimindedir. Eğer hücreler konumlarını birbirlerine göre kaybetmiş olsalardı, komşu hücreler arasındaki plazmodezmler parçalanabilirdi.

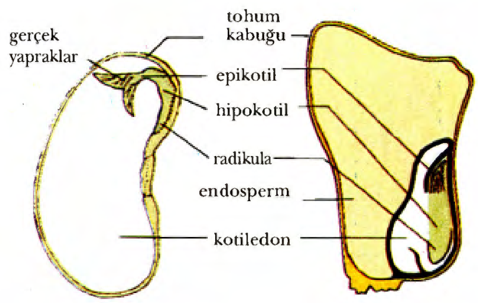
Bitki embriyosunun yapı ve şekli, hayvanlarda olduğu gibi, hücrelerin hareketi ile değil, hücre bölünmesi ve büyüme özellikleri tarafından belirlenir.

3. Bitkilerde bir kaç hücre başlangıçtan itibaren sürekli embriyonik (meristematik) kalma özelliğindedir.

4. Tamamen gelişmiş bir bitki embriyosu, gelişmiş bitkinin tüm organlarına, gelişmelerini tamamlamamış halde bile sahip değildir; organogenez (yeni organların oluşumu) bitkinin yaşamı boyunca devam eder ve yeni kökler, dallar, yapraklar ve her büyüme mevsiminde, üreme organları, oluşturulur.

Tohum çimlenmesi Bir tohumun çimlenmesi, tohumun hacmini büyük ölçüde arttıran (bazen yüzde 200'e kadar çıkabilir) suyun alınımı ile başlar. Protoplazmaya su girişi enzimatik etkenliği arttırır ve embriyonun metabolik hızı belirgin bir şekilde yükselir. Bu yüksek metabolik hız, aktif hücre bölünmesini, yeni protoplazma sentezini ve suyun alınmasıyla birlikte hücre büyümesini sağlar. Büyüyen embriyo, kısa bir süre sonra tohum kabuğundan dışarı çıkar ve kök ile gövdesi ayırdedilebilen tipik bir bitki yapısı oluşur.

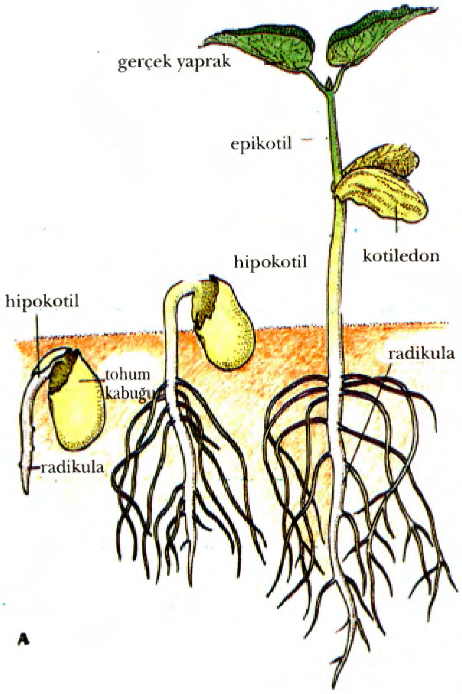
Hipokotil (radikulayla birlikte), embriyonun tohumdan ilk çıkan embriyo kısmıdır. Tohumun yönü ne olursa olsun, radikula hemen aşağı doğru kıvrılır. Zamanla epikotil hızla gelişmeye başlar; radiku-



32.3 Dikotil ve monokotil tohumların diyagramı
Bu tohumlarda embriyolar epikotil, hipokotil, radikula ve kotiledondan oluşmuştur. Sol: embriyonun geri kalan kısımlarını göstermek için bir kotiledonu uzaklaştırılmış bir dikotil tohumu. Sağ: bir monokotil tohumu(mısır) yalnızca bir kotiledona; fakat ancak büyük bir endosperme sahiptir.

[3] Daha gerçekçi olarak, embriyonun geliştiği ve orada korunduğu yapı ovüldür; ovül zamanla gerçek bir tohum şekilnde olgunlaşır.

[4] Bununla birlikte, bitkilerde, zigot, tamamen gelişmiş embriyodaki herhangi bir hücreden daha büyüktür. Çünkü embriyodaki hücre bölünme hızı, hücre büyüme hızından daha yüksektir.





B

32.4 Bir fasulye bitkisinin çimlenmesi ve erken gelişim evresi
(A) İlk olarak tohumdan hipokotil ve radikula çıkar (sol). Hipokotilin üst kısımları uzadıkça, toprağın içinden, dışarıya havaya doğru çıkan bir kemer oluşturur; radikula ilk kök sistemini (orta) oluşturur. Hipokotil, epikotil gelişmeye başladıkça kotiledonları toprağın dışına çekerek dikleşir (sağ). (B) Resim, çimlenen bir fasulye bitkisini göstermektir.

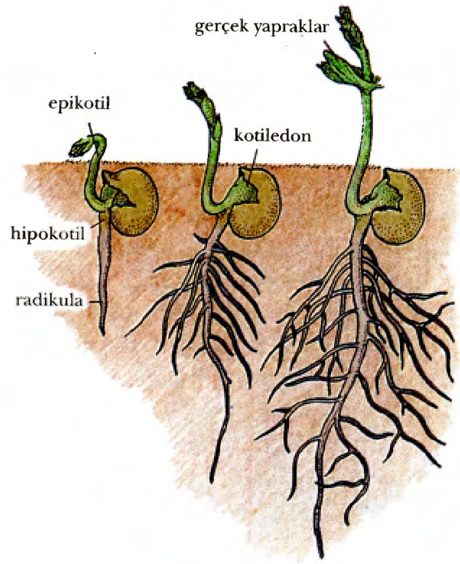
la ise daha önceden bitkiyi substrata bağlayabilen ve su ile mineralleri absorblayabilen genç bir kök sistemi oluşturur. Bazı dikotillerde, hipokotilin üst kısmı uzar ve topraktan yukarı doğru yükselen ve havaya ulaşan bir kemer oluşturur (Şekil. 32.4). Hipokotil kemeri ışığa maruz kalınca düzleşir ve böylelikle kotiledonları ve epikotileri toprağın dışına çeker. Daha sonra epikotil uzamaya başlar. Bahce fasulyesinin bir örnek oluşturduğu bu dikotillerde, gelişmiş bitkinin sürgünü büyük ölçüde epikotil kökenlidir; fakat gövdenin tabanındaki kısa bir bölge (çoğunlukla 1 cm'den biraz fazla) çoğunlukla hipokotilden kökenlenir.

Bezelyenin örnek oluşturduğu diğer dikotillerde çimlenme farklı bir özellik gösterir (Şekil. 32.5). Bu bitkilerde hipokotil kemeri oluşmaz ve kotiledonlar asla toprak üstüne çıkmazlar. Bunun yerine, epikotil, genç kök sistemi oluşmaya başladıktan kısa bir süre sonra uzamaya başlar; sürekli yukarı doğru büyür ve kısa bir süre sonra toprak üstüne çıkar. Böyle bitkilerde gövdenin tümü epikotil kökenli olup, besin depo eden doku toprakta kalır. Mısır fideleri benzer bir strateji kullanırlar: koleoptil çıkar, ancak büyük endosperm toprak altında kalır (Şek. 32.6).

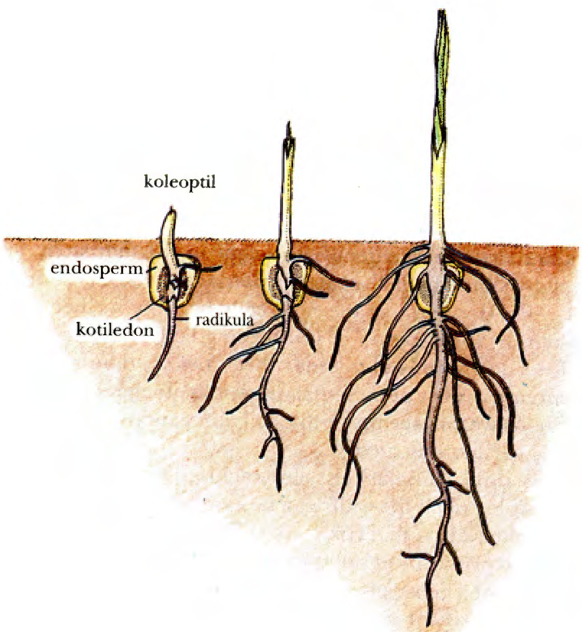
BİTKİ BÜYÜME VE FARKLILAŞMASI

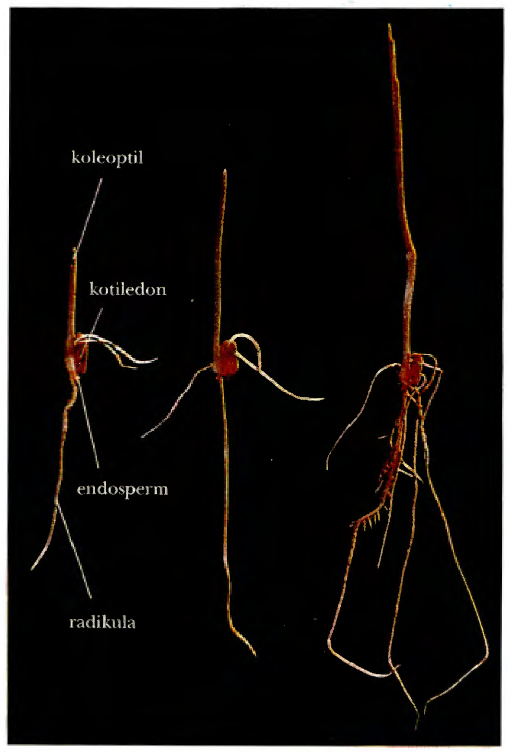
Başlangıçta, genç bitki uzunluğuna yavaş büyür; daha sonra, büyümenin hızlandığı daha uzun bir döneme girilir ve sonradan tekrar yavaşlar hatta olgunluğa yaklaştıkça durur. Tek yıllık bir bitkinin boyunun (ya da ağırlığı) yaşında bağımlılığını gösteren bir grafik çizildiğinde ortaya çıkan S şeklindeki büyüme eğrisi, hayvanların büyüme özelliğini gösteren eğriye benzer (Şekil 13,14 s. 350).

Genç bir bitki gövde ya da kök büyümesi hem hücre çoğalmasını hem de hücre uzamasını kapsar. Yalnızca birincil büyüme gösteren bitkilerde, her iki işlem, gövde ya da kök ucunun yakınınd nispeten sınırlı bir bölgede gerçekleşir. Öncelikle kökü incele lim.

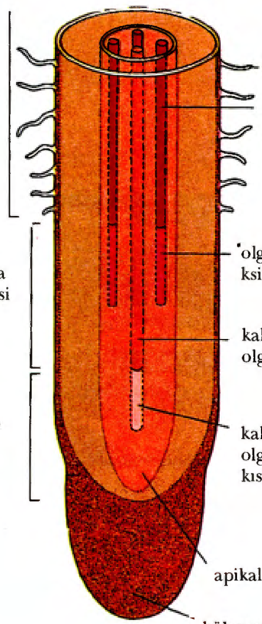


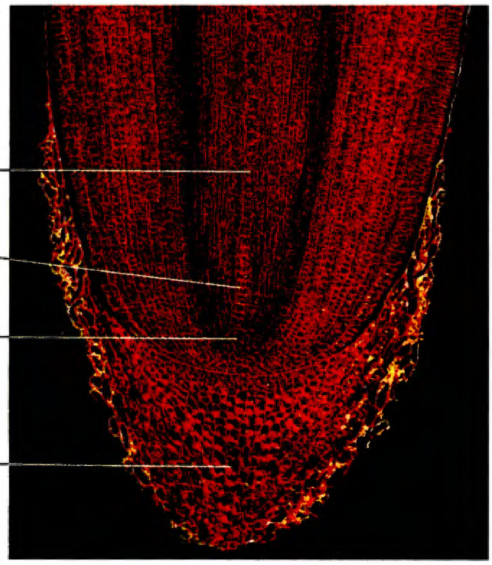
32.5 Bir bezelye bitkisinin çimlenmesi ve erken gelişim evresi
Bezelyelerin gelişimi, hipokotil kemeri oluşturmayan ve kotiledonları toprağın altında kalan fasulyelerin gelişiminden farklıdır.





32.6 Bir mısır bitkisinin çimlenmesi ve erken gelişim evresi
Resim ve çizimde gösterildiği gibi, genç gövde, başlangıçta tüp şeklindeki koruyucu bir kın olan bir koleoptil tarafından kuşatılır.



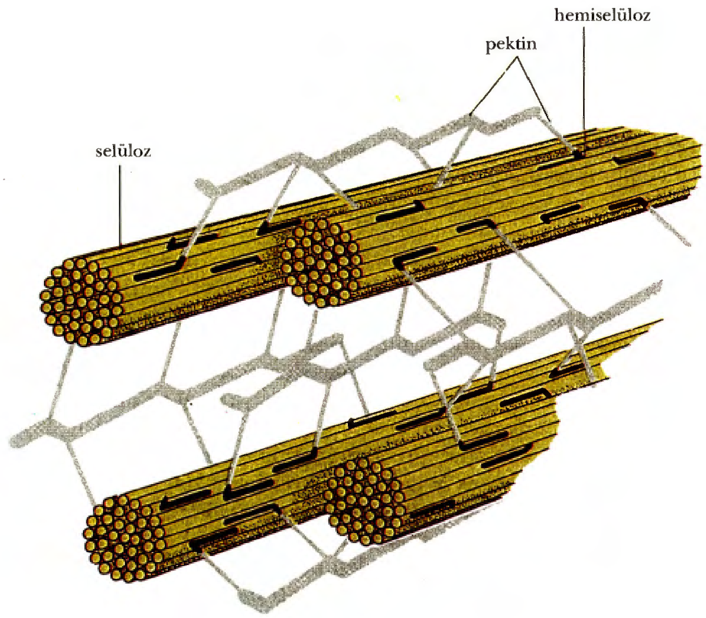


32.7 Kök uçlarının boyuna kesitleri
Bir tütün köküne ait bu şekilde gösterildiği gibi, yeni kücreler, kök şapkasının hemen arkasındaki bulunan meristem atık bölgedeki mitotik bölünmelerle oluşur. Meristemin yakınında, özellikle yoğun bir hücre uzama bölgesi vardır. Hem floem hem de ksilem, uzama bölgesinin arkasında, kök tüylerinin bulunduğu bölgede çok farklılaşmıştır. Aynı yapıların birçoğu, bir mısır bitkisinin kök ucunun uç kısmına ait resimden de görülebilir.

Kök büyümesi Bir kökün en uç kısmı, bölünme göstermeyen bir parankima hücresi kütlesinden oluşan konik bir ***kök şapkası****yla* örtülmüştür (Şek. 32.7). Bu hücreler, kök şapkasının yüzeyini kayganlaştıran ve kök uzadıkça kök ucunun toprağın içine girmesini sağlayan jelatinimsi bir madde salgılarlar. Kök, toprak içinde ilerledikçe, kök şapkasının yüzeyindeki hücrelerin bazıları aşınır. Bunların yerini apikal meristemin kök şapkasına eklediği hücreler alır. Şapkanın tam arkasında bulunan apikal meristem, genellikle 1 mm. uzunluğunda ya da daha kısa olan bir bölgede sınırlanmış olup, nispeten küçük, aktif olarak bölünen hücrelerden oluşmuştur. Yeni hücrelerin çoğu, şapkanın hemen bitişiğinde oluşur. Bu hücreler, önlerindeki meristemler yeni hücreler oluşturdukça ve kök ucu toprak içerisinde ilerledikçe arkada kalırlar. Kökün birincil dokusunu apikal meristemden türevlenmiş olan bu yeni hücreler oluşturur.

Meristemde hem hücre bölünmesi hem de hücre uzaması birlikte ortaya çıkar; ancak bölünme hızı yüksek olduğundan, büyümenin hızı yalnızca küçük hücreler oluşturmaya yeter. Bununla birlikte, araya ek hücrelerin katılımı sonucu, yeni hücreler meristemden giderek daha fazla uzaklaşırlar ve bu hücrelerin çoğunda mitotik etkinlik yavaşlar; hücre büyümesi damınant işlem haline gelir ve hücre boyutu artar. Büyümenin çoğu, enine artıştan ziyade boyuna uzama şeklinde gerçekleşir. Şimdi göreceğimiz gibi, hücre uzaması, hormonların, özellikle de öksinlerin kontrolündedir.

Hayvan hücrelerinin aksine, bitki hücreleri kutu şeklindeki bir hücre çeperi ile çevrilmiş olduklarından, hücre uzaması yalnızca çeperin genişleyebilmesi halinde mümkündür. Bu işlemde - çeperlerin genişlemesi - öksin çok önemlidir. Hatırlanacağı gibi, çeperler esas olarak polisakkaritlerden oluşmuştur. Daha önce sıklıkla sözünü ettiğimiz selüloz, bunlardan biridir. Birincil çeperlerde (büyümekte olan hücrelerinki) selüloz uzun lifler halindedir. Herbiri birbirine paralel olarak sıralanmış ve hidrojen köprüleriyle birbirlerine sıkıca

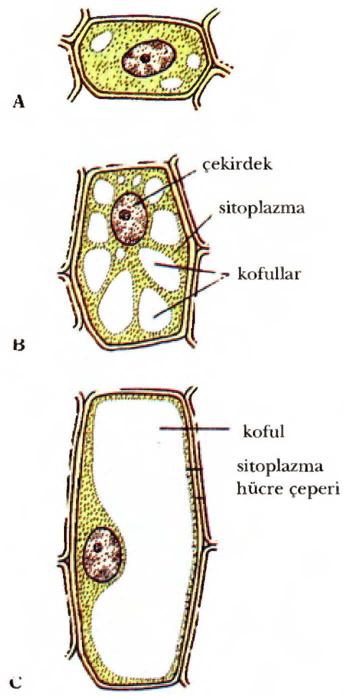


32.8 Birincil bir hücre çeperinde polisakkarıtlerin moleküler düzenlenişi
Her fibril, paralel bir selüloz zinciri demetinden oluşur. Pektin ve hemiselulozla birbirine bağlanan fibriller nispeten bir sert ağ oluştururlar.

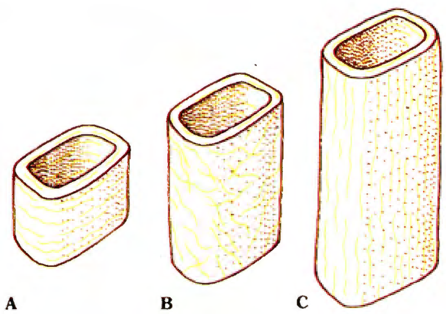
bağlanmış, yaklaşık 40 selüloz zincirinin bir demet oluşturduğu düşünülmektedir (Şekil 32.8). Selüloz lifleri de hücrenin matriksini oluşturan diğer polisakkaritlere bağlanır. Bu matriks polisakkaritleri, özellikle de pektin ve hemiselüloz olarak adlandırılanlar, lifleri az ya da çok sert bir özellikte tutar. Bir hücrenin büyümesi için iki şeyin gerçekleşmesi gerekir: karşılıklı bağlantılardan bazıları geçici olarak kopmalıdır (böylece çeperin etkinliği artacaktır) ve yeni çeper maddesi girişi olmalıdır.

Yeni bir modele göre, öksin hem çeper plastisitesinin hem de çepere yeni madde girişinin artışında temel bir rol oynamaktadır. Membranda, öksinin aktifleştirdiği proton (H^+) pompolarının sitoplazmadan çepere hidrojen iyonlarını taşımasından sonra, birkaç dakika içerisinde, polisakkaritler arasındaki hidrojen bağlarının bazıları kopar, lifler gevşer ve çeperin esnekliği artar.

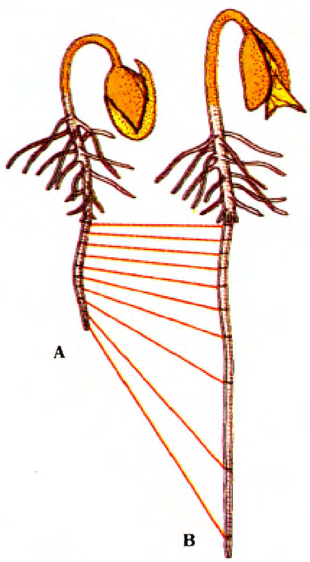
Hücre dışı sıvılara göre hücrenin içeriği hipertonik olduğundan ve suyun hücre içine girişi için tek engel çeperin geçirimsizliği olduğundan, çeperin esnemeye karşı dayanıklığı azalır azalmaz, su, hücre içine girmeye başlar. Hücre içine, özellikle de kofula daha fazla su girdikçe, hücre içindeki hidrostatik basınç, hücre hacmi yüz kat artıncaya kadar çeperin esnemesini sağlar. Hücre boyutunda meydana gelen bu olağanüstü artışın, çok az miktarda yeni stoplazma sentezlenerek ya da hiç sentezlenmeksizin başarıldı not edilmelidir. Sitoplazma, çepere bitişik, ince bir tabaka halinde alırken, hücrenin hacminin daha büyük bir bölümü genişlemiş hücre kofulu tarafından doldurulur (Şekil 32.9). Bu nedenle, bitkilerde hücre büyümesi, boyuttaki en büyük artış, yeni sitoplazmanın oluşmasından sonuç-



32.9 Bir bitki hücresinin uzama büyümesi
Hücrede kofulların içine su girişi arttıkça çeper uzar; ancak uzama yalnızca bir boyutta gerçekleşir. Bu türlü büyüme sırasında hemen hiç sitoplazma sentezlenmez. Sonuçta büyüyen hücre bir büyük kofula şeklinde birleşecek ve genişleyecek olan kofullar tarafından kuşatılır. (C): gelişmiş bir hücrede, ince bant şeklindeki periferal sitoplazma, hücre hacminin yüzde 10'undan daha azını oluşturabilir.



32.10 Bir bitki hücresi uzadıkça hücre çeperi iplikçiklerinin düzenlenişindeki değişiklik
(A) Uzama başlamadan önce selüloz iplikçikler yatay düzenlenirler. (B) Uzama başlayıp çeper esnedikçe iplikcikler yer değistirirler ve daha dikey bir dizilme eğilimi girer kazanırlar. (C) Tamamen uzamış hücrede daha dıştaki daha yaşlı çeper tabakalarındaki iplikçikler dikey sıralanmışlardır. Daha içteki daha yeni tabakalarda son zamanda birikmiş iplikçikler ise yatay konumdadırlar.



32.11 Bir fasulye kökünün büyümesi
Erken evrede (A) ucun hemen arkasındaki kök kısımlarının, daha sonraki evrede (B) en fazla uzama göstenen kısımlar olduğuna dikkat ediniz.

landığı hayvanlardaki hücre büyümesinden büyük farklılıklar gösterir.

Öksinin hücre büyümesinin ikinci özelliği üzerindeki etkisi, yani yeni çeper maddesinin girişi, çok daha yavaştır. Bunun, çeperin karmaşık polisakkarit yapısına ek birimlerin katılmasını katalizleyen enzimleri kodlayan yeni mRNA'na sentezine bağlı olduğu düşünülmektedir.

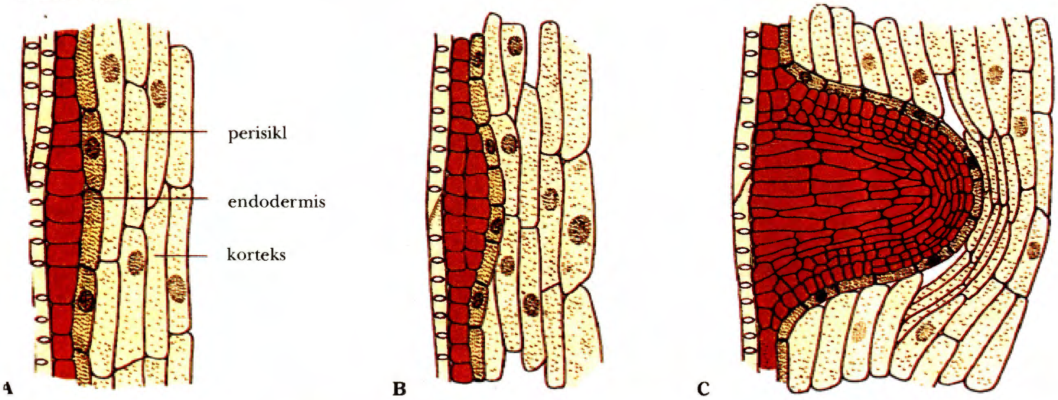
Kök ya da gövdenin uzunluğuna büyümesine büyük ölçüde hücre uzamasının (kuşkusuz, diğer boyutlarda hücrelerin genişlemesi bitkinin diğer kısımlarının morfogenezinde önemlidir) neden olduğunu vurgulamıştık. Büyük bir olasılıkla hücre çeperindeki moleküller bağlantılara karşı, oksinin etki göstermesini böylece esnemenin yalnızca bir boyutta gerçekleşmesini sağlayan bazı mekanizmalar bulunmaktadır-yani hücre uzamakta; ancak çapı artmamaktadır. Tek boyutlu esneme, hücre uzaması sırasındaki selüloz iplikçiklerin dizilişideki değişime bağlanmakla birlikte, hücre çeperindeki bağlarda oluşan bu ***seçici zayıflamaya*** ilişkin inandırıcı bir açıklama bulunmamaktadır.

Kökte hücre uzamasının en fazla olduğu bölge, meristemin hemen arkasındadır. Bu bölgenin kök boyunca uzunluğu yalnızca birkaç mm dir (Şek. 32.7). Örneğin, bir mısır fidesinde en hızlı uzama, kök ucundan yaklaşık 4 mm lik bölgede gerçekleşir. Uçtan 10 mm den daha uzaktaki hücreler uzamasını tamamlamışlardır. Fasulye fidelerinde benzer durum görülür (Şek. 32.11). Bu bölgedeki uzama, kökün girişinde yalnızca yoğun hücre bölünmesi gösteren bölgesinde yeni hücrelerin oluşumunun sağladığından daha hızlı itici bir etkiye sahiptir.

Hücre bölünmesi apikal meristemin arkasındaki bölgelerde yavaşlamış olsa bile, tamamen durmaz. Gerçekten, süreklilik gösteren hücre bölünme şekli, köke özgü organizasyonunun gelişiminde önemlidir. Örneğin perisikldaki süreklilik gösteren meristematik etkenlik, sonucu, dışa doğru büyüyen ve endodermis, korteks ve de epidermisin içinden geçerek toprağa giren yan kökler oluştur (Şekil. 32.12 ve 32. 13).

Kökte büyümenin yönü birkaç etmene bağlıdır. Bunlardan en önemlisi yer çekimidir: normalde kökler, aşağı doğru büyürler (aşağıya doğru olan bu büyümenin mekanizması bir sonraki bölümde tartışılacaktır). Diğer etmen dokunmadır: bir kök, bir engel ile karşılaştığında (topraktaki bir taş gibi), büyümesi değişir ve kök bir yöne doğru kıvrım yapar. Bazı (belki de tüm) bitkilerde diğer etmen, diğer bitki köklerinin salgıladığı ve henüz tanımlanamamış bir kimyasaldır. Bu madde, köklerin kendi aralarında uygun bir boşluğa bırakmaları neden olur. Böylelikle kök sisteminin oluşturduğu ağın etkin bir şekilde çalışması ve kökler arasında rekabetin azalması sağlanır. Sıcaklık, su ve besin konsantrasyonu da kök büyümesinin yönelimi ve yönetilmesine yardım eder.

Gövdenin büyümesi Ana gövde eksenin büyümesi, kural olarak, kök büyümesine benzer. Yeni hücreler bir apikal meristem tarafından oluşturulur (Bununla birlikte, kök şapkasına benzer her hangi bir yapı ile örtülmeyenler) ve daha sonra bu hücreler gövde ucunu yukarı doğru iterek uzarlar. Yaprakların gövdenin büyüyen ucu tarafından yanal olarak oluşturulması, gövde ve kök büyümesi arasındaki belirgin bir farklılıktır. Bir gövdenin apikal meristeminin tepe şek-



32.12 Yaşlı bir kökün perisiklinden yeni bir yanal kökün oluşması
(A) Yeni bir yanal kök, perisikl tabakasındaki bir grup hücre (koyu kahverengi) ışınsal bir yönde uzamaya başladığında, oluşmaya başlar. (B) Daha sonra bu hücreler tanjensiyal (yüzeysel-teğetsel) olarak bölünürler. (C) Bu yeni yöndeki sürekli bölünme ve uzamalar sonucu, yolunun üzerindeki hücreleri parçalayan ve yaşlı kökün dış doku tabakalarını iterek dışa doğru büyüyen bir kütle oluşur. Yeni bir kökün, bir hayvandaki gibi, hücrelerin morfogenetik hareketleriyle değil, hücre uzaması ve hücre bölünmesinin yönelimindeki bir değişiklikle oluştuğuna dikkat ediniz.

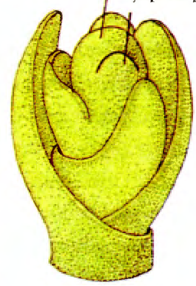


32.13 ***Salix*** **(söğüt) bir yanal kökün oluşumu**
Yeni lateral kök, yaşlı kökün korteks ve epidermis tabakalarından çıkarak toprağa girmeye hazır hale gelmiştir.

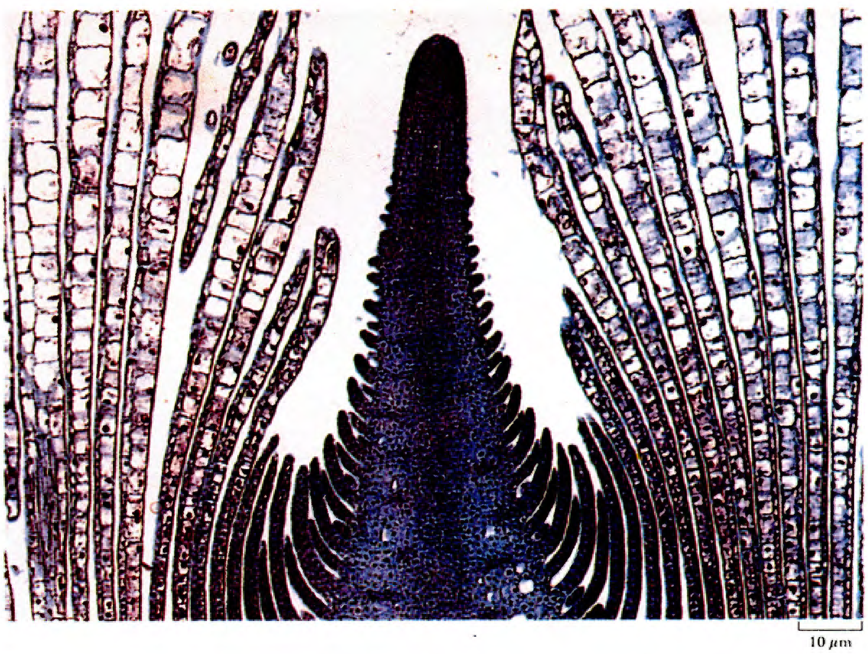
lindeki yüzeyinin lokalize bir bölgesinin altında hücre bölünmesinin hızında düzenli aralıklarla görülen bir artış sonucu, yaprak primoriyumu olarak iş gören bir dizi çıkıntı oluşur. Her bir yaprak primordiyumun çıktığı noktaya ***nodyum*** adı verilir. Ardışık iki nodyum arasındaki gövde kısmı ise ***internodyum*** olarak isimlendirilir (Bkz. Şek. 22.53, s.633). Gövde uzunluğunda en büyük artış, genç internodyumlardaki hücrelerin uzaması sonucu gerçekleşir.

Gövdenin uç kısmında, henüz pek fazla uzamamış bir dizi internodyum bulunur. Bu internodyumları birbirinden ayıran çok küçük yaprak primordiyumları kıvrılır ve meristemi örterler. Daha yaşlı ve büyük olanları ise, daha genç ve daha küçük olanları sarar (Şek. 32.14 ve 32.15). Yaprak primordiyumları tarafından kuşatılmış olan





32.14 Bir yaprak tomurcuğu
Sol: Bir servi dalındaki yaprak tomurcukları. Sağ: Diyagramatik görünüm.



32.15 Kesiti alınmış *Elodea* tomurcuğu
Yukarı doğru kıvrım yapan yaprak primordiyumu apikal meristemi kuşattıkça gövdenin ucu bir tomurcuk oluşturur.

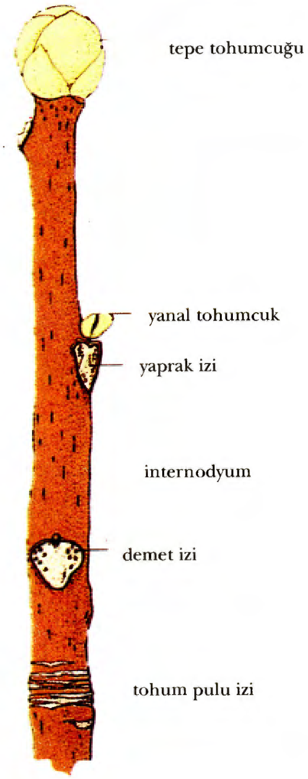
ve uzamamış bir dizi internodyumdan ve apikal meristemin bir araya gelmesiyle oluşan bileşik yapıya **tomurcuk** denir. Periyodik (episodik) büyüme gösteren gövdelerde, tomurcuğun dış yüzü, tomurcuğun kaidesinden büyüyen, üst üste sıralanmış, değişime uğramış yaprakların oluşturduğu yaprak pulları tarafından korunur.

Uyku halindeki bir tomurcuk, ilkbaharda "açtığı" zaman, pullar tomurcuktan ayrılarak dökülürler ve tomurcuğun içindeki internodyumlar hızla uzamaya başlarlar. Nodyumlar birbirinden giderek uzaklaştıkça, yaprak primordiyumundaki mitotik aktivite (genellikle bir düzlemde) sonucu, genç yapraklar oluşur; her bir tür için tipik olan hücre bölünmesinin şekli, yaprakların tam ya da parçalı ve basit ya da bileşik olmalarını belirler.

Yaprak tamamen oluşmadan önce, genellikle her bir yaprağın kaidesi ile üzerindeki indernodyumun oluşturduğu açıda, küçük bir meristematik doku kümesi ortaya çıkar. Bu yeni meristematik bölgelerin herbiri, daha önce açıklanan terminal (uç) tomurcuklarla aynı özelliklere sahip bir yanal ya da ***aksilar tomurcuk*** oluşturur (Şekil. 32.16). Yanal tomurcuk internodyumlarının uzaması sonucu gövdedeki dallar oluşur. İşte bu da, gövde büyümesinin kök büyümesinden farklılığını gösteren diğer önemli bir özelliktir; kökte, yanal tomurcuklara benzeyen yüzey meristemleri yoktur; daha önce görmüş olduğumuz gibi, yan kökler, daha altta bulunan doku tabakalarındaki hücre bölünmesi sonucu oluşurlar.

Nodyumların oluşumu ve yanal tomurcukların gelişimi, hormonların kontrolü altındadır. Bu mekanizma bir sonraki alt bölümde tartışılacaktır. Bitkinin bu hormonlara tepkisi, büyük ölçüde, türün büyüme stratejisine bağlıdır. Bu strateji, çoğu bitkinin tipik şeklini verir. Her bir gövde, farklılaşması giderek artan, gelişmekte olan bir yapı olarak düşünülebilir. Genellikle, ayırtedici bir içsel anatomiye ve kimyaya sahip genç gövdelerin, oluşturduğu yaprakların morfolojisi yaşlı gövdelerin oluşturduğu yapraklardanınkinden farklıdır. Üremeyle ilgili bir yapının oluşturulması bir gövdenin farklılaşmasındaki son evredir.

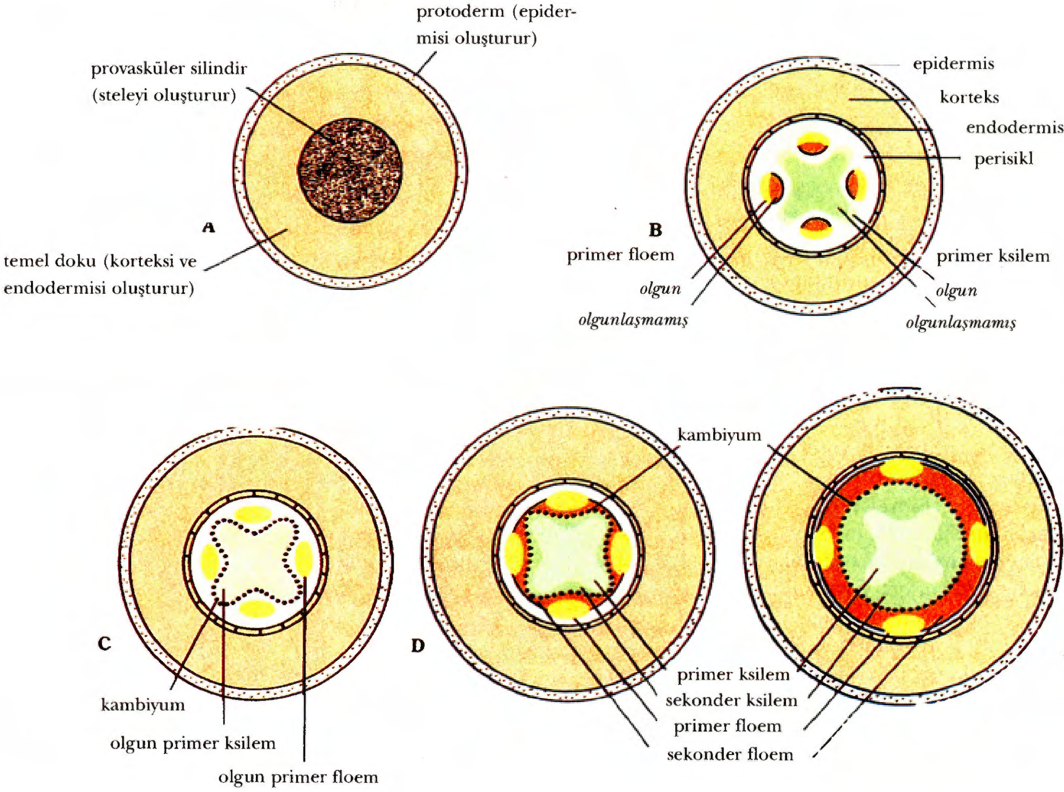
Bazı türler, büyüyen, olgunlaşan ve sonuçta bir çiçek ya da çiçek durumu oluşturan gövdeler oluştururlar. Diğer türlerde ise, gövdeler, büyüyen, olgunlaşan ve çiçek kısımlarını oluşturan periyodik yan sürgünleri oluşturarak sınırsız büyürler. Son olarak, ana gövdenin çiçek oluşturduğu bitkiler vardır. Ana gövdenin çiçeğe dönüştüğü yan sürgünler, büyümeyi üstlenerek, daha fazla yeni yan sürgünler oluştururlar. Bölgenizde yaygın olarak bulunan bitkileri incelediğiniz takdirde, her bir dallanma ve çiçeklenme stratejisine ilişkin örneklerle karşılaşabilirsiniz.



32.16 Bir gövdenin kısımları
Tomurcuk pulunun izi, bir önceki kışa ait uyku halindeki tomurcuğunun yerinin nerede olduğunu gösterir. Tomurcuk pulunun izi ve terminal tomurcuk arasındaki gövde uzunluğu, bir yıllık büyümeyi gösterir. Her bir yaprak tomurcuğunun içindeki demet izleri, iletim demetlerinin petiole geçtikleri yeri gösterir. Aksilar tomurcuk, bir sonraki büyüme mevsiminde bir dal oluşturacaktır.

Dokuların farklılaşması Kuşkusuz, yalnızca hücre bölünmesi ve hücre uzaması, gelişmesini tamamlamış bir bitkinin tüm önemli özelliklerini tek başına oluşturamaz. Apikal meristemler tarafından oluşturulan yeni hücrelerin tümü, esasen birbirine benzer. Ancak sonuçta, bu hücrelerin bazıları kollenkima, bazısı ksilem, diğer bazıları kalburlu boru ve benzerlerine dönüşür. Bir hücrenin olgunlaşmamış formdan bir ölçüde olgunlaşmış bir forma dönüşümünü sağlayan hücresel değişim sürecine ***farklılaşma*** adı verilir.

Büyüyen kök ya da gövdelerde hücreler henüz meristematik bölgenin içindeyken çeşitli dokuları şeklinde farklılaşmaya başlarlar.



32.17 Genç bir kökte farklılaşma
(A)Meristemin tam arkasından enine kesit. Birbirinden ayrılmış üç konsantrik alan saptanabilir. (B) Gelişme başladıktan hemen sonra, protoderm epidermis; temel doku ise korteks ve endodermis şeklinde farklılaşır; provasküler silindir, birincil ksileme ve pirimer flöeme dönüşmeye başlar. (C) Provasküler silindirdeki farklılaşma tamamlanır ve kambiyum aktifleşir. (D) Kambiyumdaki bölünmeler sonucu birincil ksilem ve birincil flöem arasında yerleşmiş olan ikincil ksilem ve ikincil flöem oluşur. (E) Kambiyum, tarafından giderek daha fazla yeni hücre üretildikçe ikincil dokular kalınlaşmayı sürdürürler.

Başlıca etkenlikler olan hücre bölünmesi ve hücre uzaması sürdükçe hücreler son yapılarını kazanmak üzere olgunlaşmaya bırakılırlar.

Bir kökün enine kesiti incelendiği zaman, meristemin tam arkasındaki bölgede, iç içe geçmiş üç bölge ayırdedilebilir (Şekil 32.17 A). Bunlar; (1) dışta bir protoderm (2) protodermin altında yer alan geniş bir parankimatik temel doku; (3) özellikle uzun hücrelerden oluşmuş provasküler dokunun ön kısmındaki özdür. Embriyoda olduğu gibi, protoderm, hızla epidermis, provasküler öz ise stelenin birincil dokuları şeklinde olgunlaşır: Birincil ksilem, birincil flöem, periskl ve vasküler kambiyum (Şekil 32.17 B-C). Büyüyen gövdeler de farklılaşma benzer bir yol izler. Ancak, farklı olarak, genellikle iki temel doku bölgesi bulunur. Bunlardan birincisi korteks ve endodermisi oluşturan protoderm ve provasküler silindir arasında, ikincisi ise öze dönüşen provasküler silindirin iç kısmında bulunur.

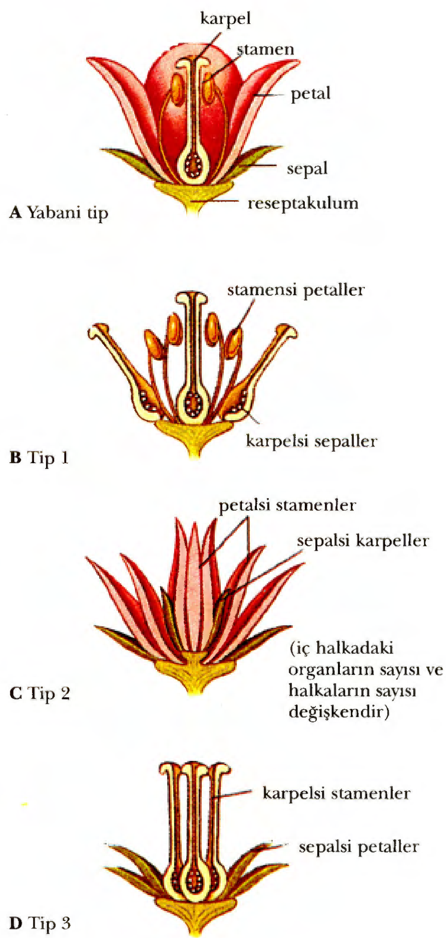
29. Bölümde gördüğümüz gibi, kök ya da gövde de enine artış lateral meristemlerden, özellikle de vasküler (demet) kambiyumundan kökenlenmiş olan hücrelerin oluşturduğu ikincil dokunun olu-

şumuna bağlıdır. Demet kambiyumu hücreleri mitoz geçirdikçe kambiyumun dış yüzeyinde oluşan yeni hücreler ikincil flöem, kambiyumun iç yüzeyinde oluşanlar ise ikincil ksilem'e farkılaşırlar. (Şekil 32.17 D-E). Giderek daha fazla yeni ikincil iletim dokusu oluşup gövdenin çapı düzenli olarak arttıkça, yaşlı epidermis ve korteks parçalanır ve dökülür. Türlere bağlı olarak bunların yerini, yaşlı korteksin bir tabakasından ya da periskldan ya da (hatta) daha yaşlı flöemden oluşan ve ***mantar kambiyumu*** adı verilen yeni bir lateral meristemden kökenlenmiş hücrelerin oluşturduğu, ikincil bir koruyucu doku olan mantar alır.

Gövdelerin ışınsal simetrili organizasyonunu sağlayan gelişimle ilgili sinyaller henüz anlaşılamamış olmasına karşın, yapraklar ve çiçekler gibi aldıkları bazı organların şekillerin nasıl yönetildiği bir ölçüde de olsa bilinmektedir. Şu en fazla bilgi çiçeklerle ilgilidir. 22. Bölümden hatırlayabileceğiniz gibi, gelişmesini tamamlamış çiçekler, bir çiçek tablasının (reseptakulum) üzerinde yerleşmiş ve iç içe geçmiş halkalar şeklindeki dört ana kısımdan oluşur (Şekil 32.18 A): sepaller (çiçek tomurcuğunu saranlar), petaller, poleni oluşturan stamenler ve karpeller (çimlenmekte olan polen tübünün ovaryuma ulaşmasını sağlayan). Çiçek gelişminin şeklini değiştiren bir dizi tekgen (tek bir gene bağlı) mutasyonları bulunmuştur. Bu mutasyonların büyük bir bölümü homeotiktir - yani 14. Bölüm de gördüğümüz gibi, bir organ ya da organın bir bölümü diğer bir organa dönüşür. Üç tip homeotik çiçek mutantı bilinmektedir (Şekil 32.18 B-D). Bunlardan birincisi, sepalleri karpellere, petalleri sepallere ve stamenleri ise karpellere dönüştürür. Daha önce görmüş olduğumuz gibi, gelişmekte olan tomurcukların anatomisi temel olarak konsantriktir (Şekil 32.15) - meristemi kuşatan bir tabaka dizisi. Üç farklı tip homeotik dönüşüm incelendiğinde (en az bir düzine farklı gen mutasyonundan oluşabilen), hayvanlardaki gibi, gelişim pozisyonunun, birbiriyle çakışan iki gradiyentin kaidesindeki hücreler tarafından "algılandığını" göstermektedir.

Üretilen morfogenin niteliğindeki bir değişme ya da hücre tarafından bu iki konsantrasyonun ölçülebilme yeteneği, sözkonusu dönüşümlere neden olur. Görüldüğü gibi, hayvansal sistem ile benzerlik hala uzak boyutlardadır; bu genlerin bazılarında ortak bir atayı gösterecek şekilde hayvanlar ve mantarlardaki homeobox dizisine benzeyen diziler içermektedir.

Homeobox dizisi de yaprak farklılaşmasını etkileyen genlerin yakınında açılmaktadır. Nodyumlardan biri yaprak üretme işlevini üstlendiğinde (ya da bir tomurcuk elemanı belirlendiğinde ve bir sepal, petal, stamen ya da karpel oluşturmaya başladığında), gelişimle ilgili diğer dizinin uygun bir yapı üretimini üstlenmesi gerekir. İyi bilinen



32.18 Çiçeklerde hemeotik mutasyon
Tam çiçekler, dairesel olarak dizilmiş sepaller, petaller, stamenler ve karpeller (A) den oluşmuştur. Çeşitli homeotik mutasyonlar üç temel dönüşüm şekli yaratabilir (B-D). Diğer değişiklik çeşitlerinin bulunmayışı - örneğin, karpellerin stamenlere-özelliklerin birbiriyle çakışan en az iki morfogenik gradiyent tarafından oluşturulduğunu ortaya koymaktadır.

bir homeobox mutasyonu, yaprak damarlarına bitişik hücrelerin normal olarak olgunlaşmasını önler; Bu hücreler bölünmeye devam ederek yaprağın düz olması gereken yerde düğümlü (budaklı) bir görünüm almasına neden olurler . Bu durum gelişmekte olan damarlardan yayılan bir morfogen olabileceğini göstermektedir. Bitki büyüme ve farklılaşmasının genetiksel olarak yeniden tasarlanması çok büyük bir ticari potansiyele sahip olup, bu alan modern biyolojide en aktif çalışılan konulardan birisidir.

HORMONLAR VE BİTKİ BÜYÜMESİ

Görmüş olduğumuz gibi, yüksek bitkiler, özelleşmiş dokulara -kökler, gövdeler, yapraklar ve üreme organları- sahiptirler. Eğer bir bitki çimlenir, büyür ve ürerse, bu dokuların aktivitelerinin koordine edilmesi gerekir.

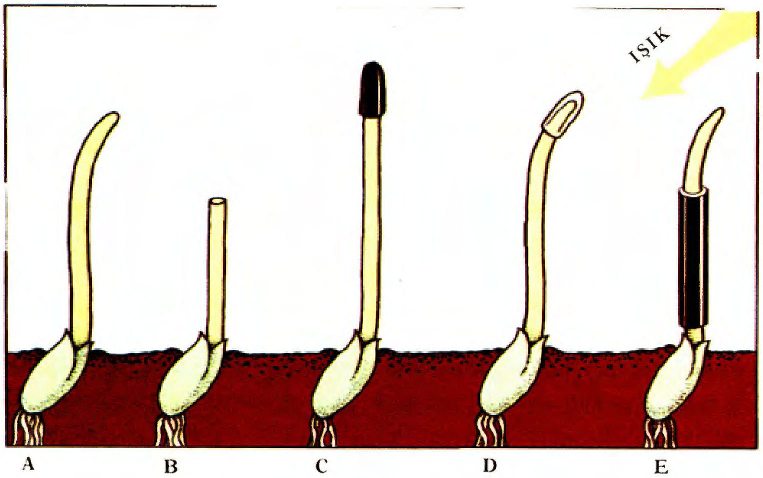
Gövde ve köklerde büyümenin yönlendirilmesi ve düzenlenmesinde, yaprakların üretimi ve dökülmesinin zamanlanmasında, tohum çimlenmesinin başlatılmasında ve diğer pek çok işlevin düzenlenmesinde kimyasal kontrol, rol oynayabilir. Bir kimyasal, üretildiği özelleşmiş dokulardan salgılandıktan sonra bitkinin diğer kısımlarına taşınır (genellikle organizmanın içsel taşınım sistemiyle) ve bir dizi özgün, hedef hücrede bir etki yaratırsa, bu madde **hormon** tanımına uyar.

Bitkisel hormonlar, en azından bilinenler, gövde ve kökün apikal meristemlerinde, büyümesini sürdüren genç yapraklarda ya da tohumlar ya da meyveler gibi bitkinin aktif olarak büyüyen kısımlarında en fazla üretilirler. Bu hormonları oluşturan dokular, sıklıkla da meristem dokularının kendileri, hormon üretimi için özelleşmiş olmalarına karşın, hayvanlardaki hormon üreten dokular kadar özelleşmemişlerdir. Bitkilerde, yüksek hayvanlardaki endokrin bezlerine eşdeğer hormon üreten organlar bulunmaz.

ÖKSİNLER

Tümü öksin olarak isimlendirilen ve çok çalışılmış bir grup bitki hormonu, farklı bitki dokularının büyümesi üzerinde şaşırtıcı çeşitlilikte etkiler gösterir. Esas olarak, bitkiler, hem apikal meristemin bulunduğu bölgelerde gerçekleşen hücre bölünmesiyle hem de özellikle gövde dokusunda daha önceden mevcut hücrelerin uzaması ve genişlemesiyle büyürler. Daha önce değindiğimiz gibi öksinler hücre uzamasını başlatırlar.

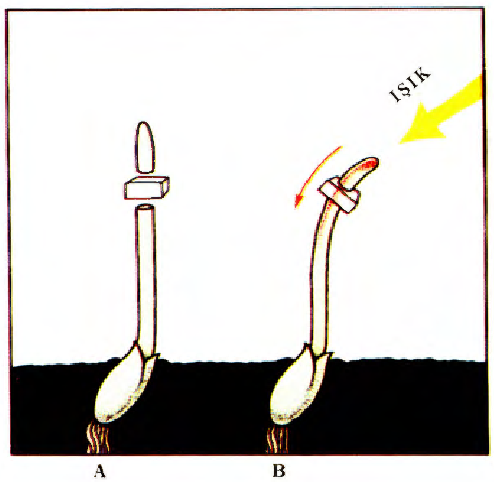
Öksinler ve gövdelerde fototropizma Pek çok bitkinin şiddetli bir biçimde ışığa doğru yönelme eğiliminde olduğunu biliriz. Oturma odasında bir saksıda yetişen bir bitki pencere yönünde büyür; bu bitkiyi döndürdüğünüzde odadaki insanlara daha iyi görünecektir; ancak kısa bir süre sonra gövdenin yeniden penceredeki ışığa doğru yöneldiğini görürsünüz. Işığa sonucu tepki olarak farklı büyüme sonucu ortaya çıkan bu olay, Yunanca "ışık" ve "dönüş" kelimelerinden kökenlenen fototropizma olarak adlandırılır (Diğer tropizmalar, büyümede, diğer uyarılara karşı oluşan tepkiyi kapsar. Örneğin, gravitropizma, yerçekimine karşı gösterilen bir tepkidir). Bitki gövdelerinde fototropizma uyarının yönüne doğru, yani pozitiftir. Kökler ise ışık uyarısından uzaklaşan bir büyüme, yani negatif fototropizma gösterirler.



32.19 Darwinler tarafından gerçekleştirilen fototropizma deneyleri
(A) Bir kanaryaotunun koleoptili ışığa doğru büyür. (B-C) Eğer koleoptilin ucu kesilirse ya da opak bir başlıkla örtülürse kıvrım yapmaz. (D) Eğer, uç, kısım ışık geçiren bir başlıkla örtülürse koleoptil kıvrım yapar: (E) Eğer koleoptilin kaidesi bir opak maddeyle kapatılırsa, koleoptil yine (burada bir tüp olarak gösterilmiştir, Darwinler siyah kum kullanmışlarıdır) kıvrım yapar.

Bitkilerde fototropizmaya ilişkin ilk çalışmalar Charles Darwin ve oğlu Francis tarafından yaklaşık 1880'de yapılmıştır. Bu araştırıcılar daha sonrakiler gibi denemelerini çimler ve bunlar akraba genç bitkilerin ilk yapraklarını saran silindirik bir kın üzerinde gerçekleştirmişlerdir (Bkz. Şekil 32.6). **Koleoptil** olarak adlandırılan bu kın, esas olarak hücre uzaması ile büyür ve ışığa doğru yönelerek çok kuvvetli bir pozitif fototropik tepki gösterir (İleride göreceğimiz gibi, kıvrılma, büyümede oluşan farklılık ile başarılır: Koleoptilin ışık olmayan tarafındaki hücreler uzayarak, uç'u ışığa doğru yönelmeye zorlarlar). Darwinler, koleoptilin ucunun küçük bir siyah şapka ile kapatılması halinde bitkinin ışığa yönelemediğini göstermişlerdir. Buna karşılık, uçları kapatılmamış ya da ışık geçiren bir örtü geçirilmiş kontrol koleoptiller ise, beklendiği gibi, ışığa yönelmişlerdir (Şekil 32.19). Uç kısmın değil de koleoptilin kaidesinin ışık alması engellendiğinde kıvrılmanın önlenemediği gözlenmiştir. Böylece, koleoptilin ucunun ışığın algılanmasında kilit rol oynadığı ortaya çıkmıştır; daha sonra, bu bilginin, fototropik tepkinin -farklı büyümeye bağlı olarak kıvrım oluşması- başarıldığı büyüme bölgesine (uç kısmın hemen altındaki) geçirilmesi gerekir. Bu, ucu kesilen koleoptillerin kıvrım yapamadıklarının bulunmasıyla Parwinler tarafından kanıtlanmıştır. Uçları kesilmeyen kontrol bitkilere ait koleoptillerin başka zararlar görmeleri halinde bile, normal olarak kıvrıldıkları görülmüştür. Fototropik tepkinin durmasında yaralanmaya karşı oluşan bir reaksiyonun değil, ucun yokluğunun neden olduğu açık olarak anlaşılmıştır. Darwinler, ışığın, koleoptilin ucu tarafından algılandığı ve yaratılan etkinin daha sonra üst taraftan kıvrımın oluşacağı alt tarafa geçirildiği sonucuna varmışlardır.

Yaklaşık 30 yıl sonra Danimarka'da P. Boysen-Jensen, Darwinlerin öne sürdükleri "etkinin" elektriksel ya da sinirsel değil, olasılıkla kimyasal olduğu yolunda ilk kanıtları elde etmiştir. Bu araştırıcı, yulaf koleoptillerinin ucunu kesmiş, her bir kesik ucun üstüne ince bir jelatin tabaka yerleştirmiş ve daha sonra kesik ucu jelatin tabakanın üzerinde konumlandırmıştır. Böylece, kesik uç koleoptilin geri kalan

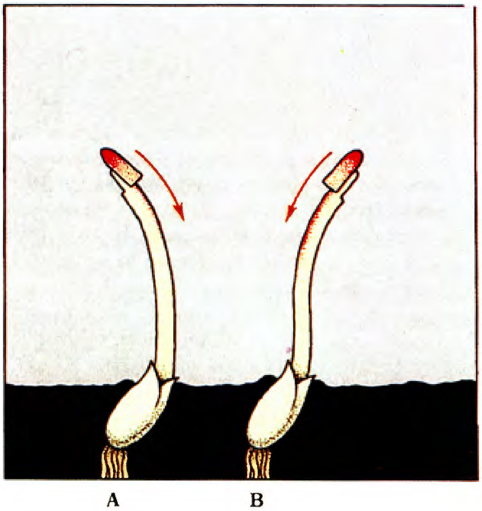


32.20 Boysen-Jensen'in deneyi
Bir yulaf koleoptilinin ucunu keserek sütunun ucuna bir jelatin tabaka koyun ve ucu yeniden yerine oturtun (A), koleoptil ışığa doğru büyüyecektir (B). Jelatinin içinden, uçtan kaideye doğru bir kimyasal (kırmızı) taşınmakta ve bitkiyi dönmesi için uyarmaktadır.

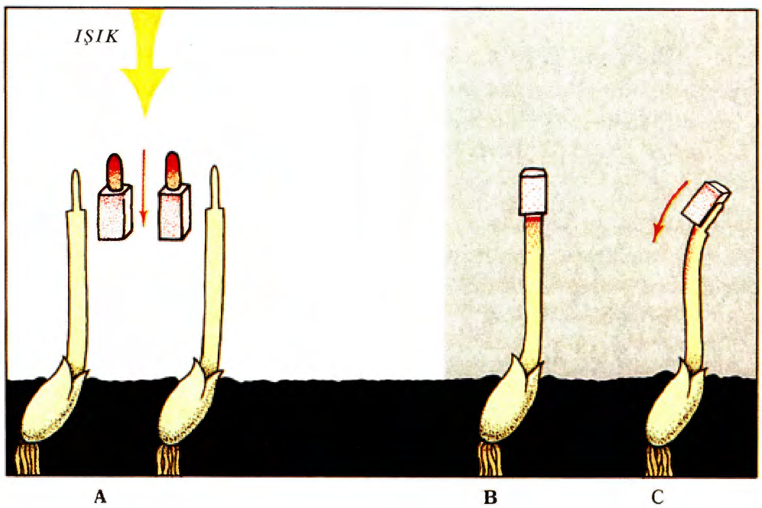
kısmından ince bir jelatin tabakayla ayrılmıştır (Şekil 32.20). Daha sonra, uç kısım yandan ışıklandırıldığında, koleoptilin kaidesi ışığa yönelmiştir. Uç, ışık uyarısını almış ve uçtan bir mesaj jelatin engeli geçerek kaidede kıvrılma oluşturmuştur. Bu deney, bir elektriksel ya da sinirsel mesaj olasılığını tamamen devre dışı bırakmamışsa da, böyle bir olasılığı önemli ölçüde zayıflatmış ve difüzyon yapabilen bir kimyasalın iş gördüğünü kanıtlamıştır.

O uc'un, karanlıkta bile, bir yulaf koleoptil kaidesinin kıvrılmasına neden olabildiği Macaristanda, 1918'de A. Paal tarafından gösterilmiştir. Bu araştırıcı, ucu kestikten sonra, sütunun üzerinde merkezden uzak bir yere yerleştirmiştir (Şekil 32.21). Karanlıkta, ucu, sütunun sağ tarafına koyduğunda, koleoptil sola kıvrılmıştır. Ucu sol tarafa yerleştirdiğinde ise, koleoptil sağa kıvrılmıştır. Uç kısmın altında bulunan koleoptil parçası, ucun altında bulunmayan kısımdan çok daha hızlı büyümüştür. Koleoptilin gösterdiği bu asimetrik uzama, onun, daha fazla uzayan tarafın aksi yönünde kıvrılmasına neden olmuştur. Ucun, koleoptilin gövdesinden sürekli olarak aşağı doğru hareket eden ve daha alttaki hücrelerin doğrudan büyümesine neden olan bir madde üretmiş olması, mantıklı kabul edilebilirdi. Bu, büyüme bölgesi ucun altında olsa bile, uçsuz bir koleoptilin büyüyemiyeceğine ilişkin şaşırtıcı gözlemi açıklayabilecekti. Bu yorumun ışığında değerlendirilen Boysen Jensen'in çalışması, yandan gelen ışığın, gövdenin her iki yanından aşağıya taşınan bu hipotetik maddenin nispi miktarını değiştirdiği ve dolayısıyla bir tarafın diğerinden daha fazla büyümesine neden olduğunu düşündürüyordu.

Uçtan aşağı doğru taşınan büyüme uyarısının bir kimyasal olduğunu gösteren deneyler, daha sonra 1926'da, Hollanda'da Fritis Went tarafından rapor edildi. Araştırıcı, yulaf koleoptillerinin ucunu kesti ve kaideleri aşağıya gelecek şekilde bu izole uçları yaklaşık bir saat süre ile agar blokların üzerine yerleştirdi (Deniz yosunlarından elde edilen ve jelatinimsi bir madde olan agar, laboratuvarda genellikle kültür ortamı olarak kullanılır.) Daha sonra agar blokları uçsuz koleoptil sütunların üzerine koydu. Uçları kesik koleoptil parçaları bir süre büyümeye bırakıldılar. Agar blokları merkezden uzakta konumlandırıldıklarında, koleoptiller karanlıkta bile kıvrılabiliyorlar-

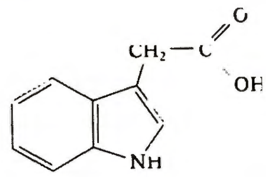


32.21 Paal'in deneyi
Bu deney, karanlıkta gerçekleştirilir. Eğer bir koleoptilin ucu kesilir ve daha sonra merkezin sağına yerleştirilirse, koleoptil sola kıvrım yaparak büyür (A); eğer uç merkezin soluna yerleştirilirse, o koleoptil sola doğru kıvrılır(B). (Yalnızca koleoptilin ucunun kesildiğine dikkat ediniz; iç kısımdaki henüz açılmamış yaprağa dokunulmamıştır.)



32.22 Went'in deneyi
Koleoptillerin uçları kesilirek yaklaşık bir saat agar blokların üzerinde bekletildikten (A) sonra, bloklardan biri tek başına bir sütünun üstüne konulduğunda (B), sütun, karanlıkta bile yeniden eskisi gibi büyüyecektir.

dı. Kontrol olarak kullanılan agar blokları, bu etkilerin hiç birini oluşturmadı. Uç kısımlarda büyümeyi teşvik edici bir maddenin yine bu kısımlarda sentezlendiği ve oradan üzerlerinde uçların oturduğu agar bloklara geçtiği açıktı. Daha sonra, bu bloklar koleoptil sütunların üzerine yerleştirildiklerinde, kimyasal, onlardan koleoptil sütunlarına taşınıyor ve uzamayı teşvik ediyordu. Bu deney, uyarının elektriksel ya da sinirsel olma olasılığını ortadan kaldırdı. Went, difüzyonla geçebilen bu kuramsal hormona ***auxin*** (Yunanca "büyümek" kelimesinden türevlenmiştir.) adını verdi. Bugün de biyologlar öksinleri Went'in deneyini esas olarak tanımlamaktadırlar: eğer araştırılan maddeyi içeren bir agar blok, karanlıkta kesik ucun bir tarafına yerleştirildiğinde, ucu kesik yulaf koleoptillerinin kıvrılmasına neden oluyorsa, bu madde bir öksin olarak sınıflandırılmaktadır.

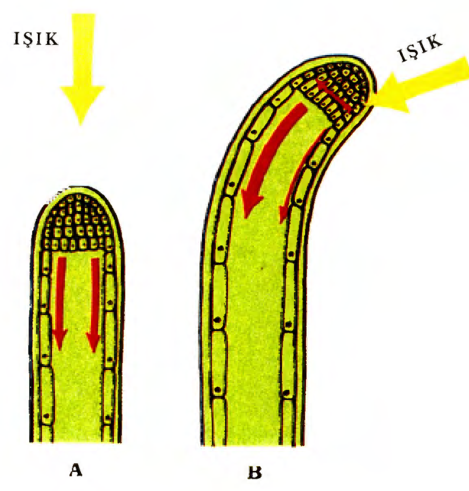


32.23 Indolasetik asitin yapısı

Bazıları bitkilerde doğal olarak bulunan, diğerleri ise yalnızca laboratuvarlarda sentezlenen pek çok kimyasal, Went'in testinden geçmiş ve bunlara genel olarak öksin adı verilmiştir. Çok sayıda doğal kaynaktan izole edilmiş olan ***indolasetik asit*** en fazla araştırılmıştır (Şekil 32.23). İndolasetik asitin başlıca aktif, temel doğal öksin olduğuna ilişkin kanıtlar vardır. Diğer doğal bileşiklerde gözlenen öksin etkenliği bunların bitki tarafından indolasetik asite dönüştürülmesinin sonucu olabilir.

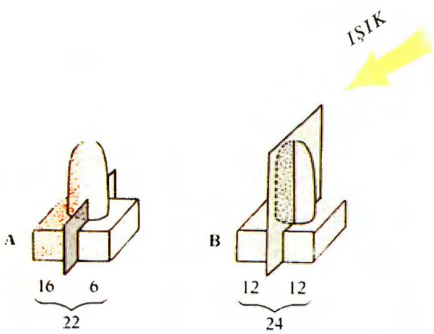
Tartıştığımız deneyler, koleoptilin ucunun, yukarıdan aşağıya doğru taşınan ve koleoptilde hücre uzamasını teşvik eden öksininin koleoptilin ucu tarafından üretildiğini göstermiştir. Paal ve Went tarafından elde edilen sonuçların da gösterdiği gibi, uçtan salındıktan sonra, öksinin normal olarak yanal hareketi azdır; hormon, yalnızca doğrudan serbest bırakılma noktasının altındaki hücrelere ulaşır ve teşvik eder. Kıvrılma oluşturan büyüme farklılığı bitki tek yandan ışıklandırıldığında ortaya çıkar. Bitkinin ışık alan tarafında oksin miktarı azaları. Bunun sonucunda, ışık alan taraf az ışık alan taraftan daha yavaş büyür. Bu asimetrik büyüme sonucu yavaş büyüyen, ışık alan tarafa doğru kıvrılma oluşur (Şekil 32.24).

Bitki fizyologları, uç tarafın ışığı nasıl algıladığını henüz kesin olarak bilmemektedirler. Bu tepki yalnızca mavi ışık tarafından başlatılmaktadır. (Hatırlanacağı üzere, beyaz ışık tüm renklerin bir karışımıdır.) Bu, algılayıcı pigmentin, turuncu (maviyi absorblayan herhangi bir maddenin gözle görülebilir rengi) olması anlamına gelir.



32.24 Genç bir sürgünde bir ışık kaynağına karşı öksinin etkisiyle oluşan tepki
Büyümekte olan bitki ucunda, ışık reseptörlerinin öksin dağılımını değiştirerek ışığa tepki gösterdikleri düşünülmektedir. Işığın doğrudan yukarıdan geldiği A' da , öksin, büyümekte olan dokuların tüm yanlarına eşit olarak dağılmaktadır. B'de, sağdan gelen ışık, bitkinin sağ tarafına öksin sağlanmasında azalmaya neden olmaktadır. Bunun sonucu, sol taraftaki hücrelerin nispi uzunluğu artmakta ve ışığa doğru kıvrılma oluşmaktadır. Yalnızca büyümekte olan uçtaki ve sürgünün dış kısmındaki hücreler ayrı ayrı gösterilmiştir.

Fakat algılayıcı pigment olma olasılığı taşıyan tüm renklerin bu özellikte olmadıkları kesinlikle ispatlanmış olup, ilgili pigment henüz bilinmemektedir. Ayrıca bitki fizyologları ışık algılanmasının asimetrik öksin dağılımı ile nasıl eşleştiğini de bilmemektedirler. Kanıtlar, uçta, ışık alan taraftan ışık almayan tarafa doğru aktif yanal taşınımının olduğunu göstermekle birlikte (Şekil. 32.25); bu konu halen tartışılmaktadır.



32.25 Öksinin yanal hareketini gösteren bir deney İki koleoptil ucu, öksine geçirimsiz bir engel ile bölmelenmiş agar blokların üzerine yerleştirilmiştir. (A)Engel, koleoptil ucunun kaidesine çok az sokulduğunda , bloğun ışıktan tarafında (16) ışık yönündeki taraftan (6) daha fazla öksin bulunmuştur. (Numaralar, Wentin kıvrılma testinin sayısallandırmasına dayalı olarak, karanlıkta ucu kesilmiş koleoptillerde blok segmentlerin indüklediği kıvrılma derecesini göstermektedir; kıvrılma miktarı da segmentteki öksin miktarını yansıtmaktadır). (B) Tamamen bölmelenmiş bir koleoptil ucunun altındaki agar blokta yaklaşık olarak aynı miktardaki toplam öksin, bulunmuştur; ancak bloğun iki yanındaki miktarların eşit olduğu saptanmıştır. Bu deneme, ışığın, geldiği tarafta yanal öksin taşınımına ve bunun sonucu asimetrik dağılımına neden olduğunu göstermiştir.

Öksin etkisinin hücresel temeli Gövde kıvrılmasının öksine bağlı olduğunun anlaşılmasından sonra, çalışmalar, bilgi akışındaki üç evre üzerinde odaklaşmıştır: ışık nasıl algılanmakta, öksinin taşınımı nasıl kontrol edilmekte ve öksin gerçekte kıvrılmaya nasıl neden olmaktadır. Öksinin çeşitli işlevlerinden her birinin nasıl gerçekleştirildiği konusunda öğrenilecek hâlâ pek çok şey bulunmasına karşın, bu yöndeki gelişmeler hızlı olmuştur.

Büyümekte olan uçlarda, öksin, sürekli olarak üretildiğinden, ışık reseptörlerinin bu hormonun asimetrik dağılımını başlatarak ışığa tepki gösterdikleri açıktır. Reseptör moleküller, ışığa tepki olarak, hormonu, açık bir biçimde gövdenin ışık almayan tarafına doğru yönlendirmektedir. Yatay ve dikey oksin taşınımıda olasılıkla, benzer süreçleri kapsamaktadır. İletim sisteminden bağımsız hücreden hücreye taşınımın çok hızlı olması, aktif taşınım işaret etmektedir. Kontsantrasyon gradientine karşı taşınabilmesine karşın, metabolik engelleyiciler bulunduğunda, oksinin taşınamadığının gösterilmesi bu görüşü desteklemektedir.

Asit-büyüme hipotezi olarak bilinen bir modele göre, öksin, gövdede büyümekte olan hücrelere ulaşınca, sitoplazmadan mebranın dışındaki hücre çeperine H^+ iyonlarını taşıyan pompaları etkenleştirmektedir. Buradaki pH, hücre çeperindeki selüloz fibrillerin arasındaki hidrojen bağlarının parçalanmasına neden olmaktadır. Sonuç olarak, çeperin esnekliği armakta ve hücreler daha fazla su alarak uzayabilmektedirler. Gövdenin ışık almayan tarafında daha fazla öksin bulunduğundan, oradaki hücreler ışık alan taraftaki hücrelerden daha fazla uzarlar ve gövde kıvrılır. Büyüme bölgesi dışındaki hücreler öksine duyarsızdırlar.

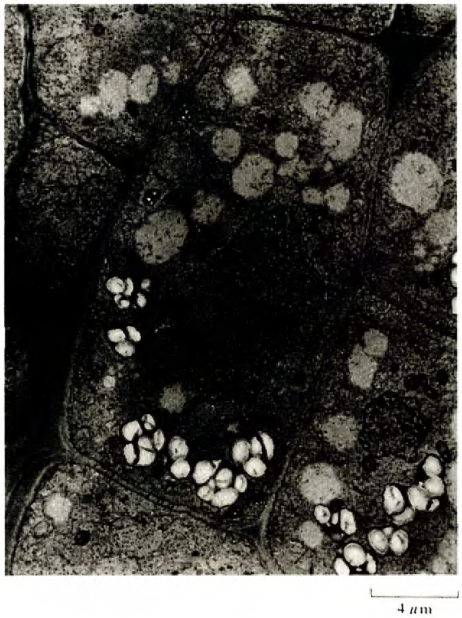


32.26 Gövde ve köklerin gravitropizması Büyümekte olan bir bitki yan yatırıldığında, gövde yukarı, kökler ise aşağı doğru büyür.

Öksinler ve gövdelerde gravitropizma Bitkiler yanlızca ışığa değil, yerçekimine de tepki gösterirler. Eğer saksıdaki bir bitkiyi karanlıkta yan yatırıp birkaç saat o konumda bırakırsanız gövdenin yukarı doğru kıvrıldığını görürsünüz (Şekil 32.26). Bu bir negatif gravitropik (ya da "geotropik") tepkidir: gövde, yerçekiminden uzaklaşarak yukarı doğru kıvrılmaktadır. Öksinin bu tür bir bitki büyüme tepkisini kontrol edebileceğini varsaymak mantıklı görünmektedir.

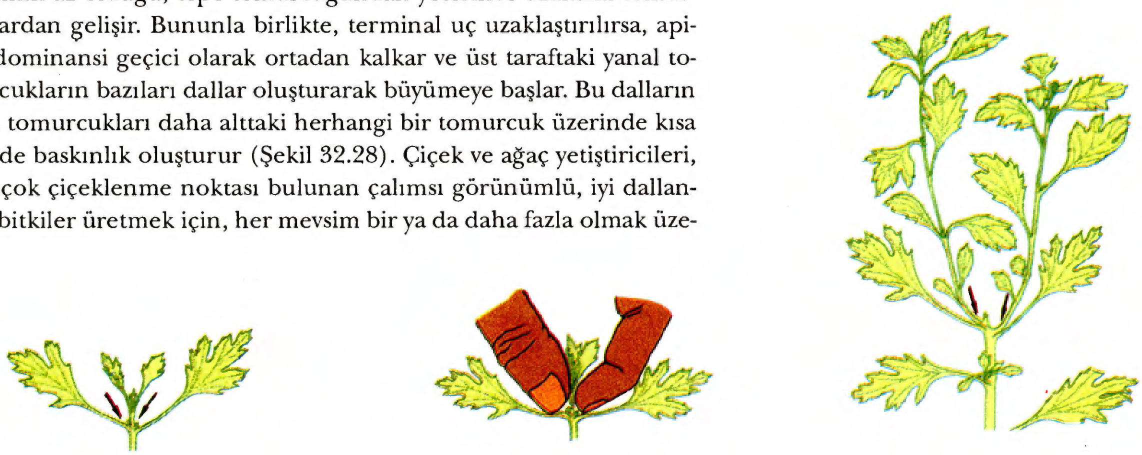
Hollanda'da Herman Dolk, yatay olarak konumlandırılmış bir gövdede, öksin konsantrasyonunun, alt tarafta artarken üst tarafta azaldığını göstermiştir. Bu eşit olmayan öksin dağılımın alt taraftaki hücrelerin üst taraftaki hücrelerden daha hızlı uzamalarını teşvik etmesi ve bu nedenle gövdenin yukarı doğru dönmesi gerekir. Bununla birlikte, konu o denli basit değildir: öksin dikotillerin gravitropizmasına katılmayabilir ve monokotillerde ise en azından diğer bazı hormonlardan yardım alabilir.

Köklerdeki durum da belirgin değildir. Tartışmalı olmasına karşın, kök şapkasındaki ***amiloplastlar*** (Şekil 32.37) olarak adlandırılan özelleşmiş nişasta plastitlerinin dağılımlarının temel bir rol oynama olasılığı vardır. Amiloplastlar (gövdede ve meristem hücrelerinde de bulunurlar) Ca^{++} iyonlarının serbest kalmasını tetikleyerek süratle kök şapkası hücrelerinin kaidesine yerleşirler. Kalsiyumun ise kök şapkasının arkasındaki büyümekte olan hücrelerin üst ve alt zarları arasında büyüme hormonlarının asimetrik dağılımına neden olduğu sanılmaktadır. Öksinin, açıkça bu reaksiyonda taşınan maddelerden biri olmasına karşın, büyümenin yönlendirilmesin de temel bir rol oynadığına ilişkin yeterince kanıt yoktur.

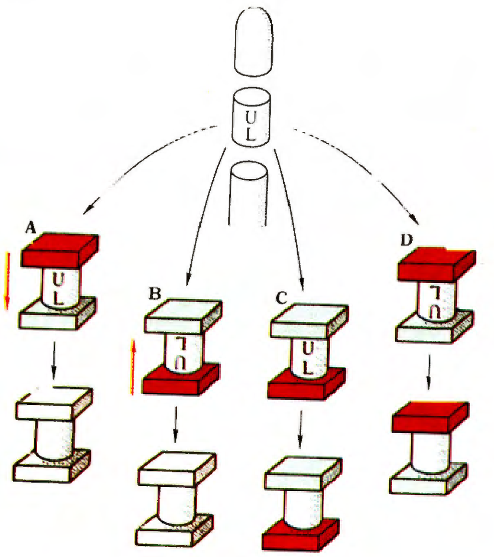


32.27 Bir kök şapkası hücresinde amiloplastlar İçerdikleri nişasta, onları kuşatan sitoplazmadan daha yoğun olduğundan, amiloplastlar yerçekimine tepki olarak sitoplazmadan taşınacak ve dakikalar içinde karşı taraftaki bir hücrenin kaidesinde birikecektir. Yoğunlukları sitoplazmanınkiyle aynı olan organeller, hücrenin her yanına dağılırlar.

Öksinler ve yanal tomurcukların engellenmesi Tepe tomurcuğunda üretilen öksin, gövdeden aşağı doğru taşınarak ana gövdenin uzamasını teşvik ederken yanal tomurcukların gelişimi engeller. Bunun sonucunda, tepe tomurcuğu, gövdenin diğer kısımları üzerinde ***apikal dominansi*** oluşturur. Böylelikle bitkinin büyüme için bitkinin enerjisinin ana gövdeye gitmesi ve yan dalları nispeten kısa olan uzun boylu bir bitkinin oluşması sağlanır. Uzun dallar, apikal dominansinin etkisinin az olduğu, tepe tomurcuğundan yeterince uzaktaki tomurcuklardan gelişir. Bununla birlikte, terminal uç uzaklaştırılırsa, apikal dominansi geçici olarak ortadan kalkar ve üst taraftaki yanal tomurcukların bazıları dallar oluşturarak büyümeye başlar. Bu dalların tepe tomurcukları daha alttaki herhangi bir tomurcuk üzerinde kısa sürede baskınlık oluşturur (Şekil 32.28). Çiçek ve ağaç yetiştiricileri, pek çok çiçeklenme noktası bulunan çalımsı görünümlü, iyi dallanmış bitkiler üretmek için, her mevsim bir ya da daha fazla olmak üze-



32.28 Krizantemumda tepe tomurcuğu tarafından yanal tomurcukların engellenmesi Tepe tomurcuğu yerinde kaldığı sürece, oklarla gösterilmiş olan yanal tomurcuklar çok az büyüyeceklerdir. Ancak terminal tomurcuk uzaklaştırıldığında, bu tomurcuklar engellenme etkisinden kurtularak hızla büyürler.



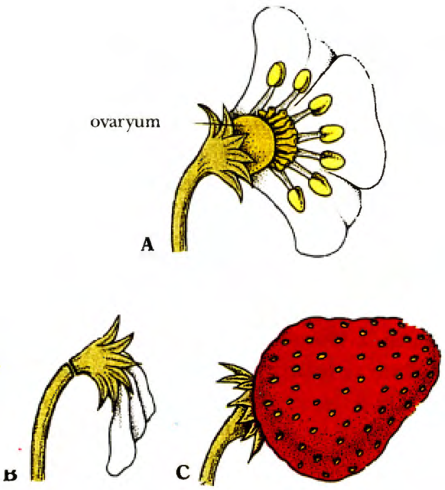
32.29 Öksin taşınımının polaritesini (kutuplaşmasını) gösteren deney
Bir koleoptilden ya da genç gövdeden bir parça kesilir(üst). Parçanın üst ucuna öksin içeren bir agar blok (kırmızı), alt ucuna ise öksinsiz bir blok (gri) yerleştirilir. Bir miktar öksin bir koleoptil parçasının içinden bloktan diğerine taşınır. (B) Taşınımın yerçekimine bir tepki olmadığını gösterecek biçimde, tüm işlem tersine çevrildiğinde bile aynısı olmaktadır. (C) Öksin içeren agar blok, koleoptil parçasının alt ucuna, öksinsiz blok ise üst ucuna yerleştirildiğinde hemen hemen hiç öksin taşınımı olmaz ve grubu tersine çevirmek (D) farklılık yaratmaz. Bu nedenle, bir koleoptil ya da gövdenin içinde, öksin esas olarak yalnızca bir yönde taşınmalıdır. Taşınımın yönü yerçekiminin etkisiyle değil hücrelerin kendi özellikleri tarafından belirlenmektedir.

re, sıklıkla, yetiştirdikleri bitkilerin tepe tomurcuklarını budarlar. Bununla birlikte, yanal tomurcukların tepe tomurcuğu tarafından değilde, genç yapraklar tarafından kontrol altında tutulduğu bitkilerde tepe tomurcuğunun uzaklaştırılması iş görmez. Çeşitli tipteki bitkilerin farklı büyüme formları, türler arasında farklı apikal dominansi derecelerini yansıtır.

İki ya da daha fazla dal gelişmeye başlamışsa, bunlardan biri diğerini engellemez. Bir dalın tepe tomurcuğu tarafından salgılanan öksin çoğunlukla gövdede yukarıdan aşağıya doğru taşındığından, diğer dalın tepe tomurcuğuna önemli miktarda ulaşmaz (Şekil 32.29). Tek yönlü bu taşınım, diğer pek çok (belki de tümü) hücre gibi taşınıma katılan hücrelerin de fizyolojik olarak polarize olduklarını -yani bunların uç kısımlarının birbirlerine göre önemli farklılıklar gösterir- ve bu nedenle, belirli kimyasalların taşınımının yalnızca bir yönde ortaya çıktığını göstermektedir. Bu durumda, en olası farklılık, üst ve alt membranlarındaki taşıyıcı protenlerin yöneliminde olmaktadır.

Öksinler ve meyva gelişimi Normal gelişimi öksinlerin uyarıcı etkisine bağlı olan organ meyvedir. Meyve ovaryumdan ya da çiçek tablasında gelişir. Döllenme oluşmazsa, genellikle meyva gelişmez ve meyve yerine, meyve sapının kaidesinde ***absisyon tabakası*** olarak adlandırılan, ince çeperli hücrelerin oluşturduğu zayıf bir tabaka meydana gelir (Şekil 32.30). Bu tabaka herhangi bir hafif dokunma ile parçalanır ve solmuş olan çiçek, ovaryumu ile birlikte yere düşer. Diğer taraftan, eğer döllenme gerçekleşirse, absisyon tabakası oluşmaz ve ovaryum hızla büyümeye başlar. Pek çok türde ovaryumun meyveye dönüşümü sırasında (ya da bazı bitkilerde reseptakulumun) ortaya çıkan bu hızlı büyüme dönemi, döllenmeyi sağlayan polen danelerinin serbest bıraktıkları öksin tarafından başlatılır. Bu tür bitkilerde meyvenin büyüme ve gelişmesinin sürmesi tohumlar tarafından üretilen öksinlerin uyarısına bağlıdır.

Öksinlerin meyve gelişimini teşvik edici ve absisyon tabakasının oluşumunu engelleyici rolünün anlaşılmasıyla çekirdeksiz meyve üretme olanağı doğmuştur. Az sayıdaki bitki, bazen doğal olarak tohumsuz meyve oluşturur. Bu durumda ovaryumun kendi dokuları (ya da ilişkili yapılar) meyvenin oluşumu için döllenmeye ve bunun sonucunda da tohum oluşumuna gerek kalmaksızın bol miktarda öksin üretirler. Domatesler, salatalıklar (hıyarlar), kabaklar ve incirler gibi normal olarak tohum oluşturan bitkilerin döllenmeleri engellenir ve bu bitkilere tohumların ürettikleri miktarda yapay öksin uygulanırsa, tohumsuz meyve oluştururlar. Bu yöndeki denemeler sonucunda, 1934'te Japonya'da S. Yasuda tohumsuz salatalık, 1936'da Michigan Üniversitesi'nde F.G. Gustafson ise çekirdeksiz domates üretmişlerdir. O zamandan beri, diğer pek çok bitkide çekirdeksiz meyve üretilmiştir. Bununla birlikte, bazı bitkilerde, özellikle de tek tohum içeren bitkilerde yapay öksin uygulamasıyla çekirdeksiz meyve üretimi çabaları henüz bilinmeyen nedenlerle başarısızlıkla sonuçlanmıştır. Bunun nedeni, en azından üzümlerde başka bir hormonun (şu an tartışılacak olan giberellin) meyve gelişiminden sorumlu olmasıdır. Çilekler ve böğürtlenler gibi diğer bitkilerde, tohumsuz meyveler üretilmekle birlikte, normal olarak tohum sert kınlar (ovaryumdan köklenmiş) tarafından kuşatıldığında meyveyi yiyen biri onun tohumsuz olup olmadığını söyleyemez.



32.30 Meyvenin oluşumu
Bir çiçeğin ovaryumundan meyvenin oluşumu (A), döllenmenin oluşup oluşmamasına bağlıdır. Döllenmenin gerçekleşmemesi halinde çiçek sapının kaidesinde kırılgan bir absisyon tabakası oluşur ve solan çiçek kısa bir süre sonra yere düşer (B). Ancak döllenme sırasında polen daneleri öksini serbest bırakırlar. Öksin, ovaryumun büyüme ve gelişmesini etkileyerek meyveye dönüşmesini sağlar.

Meyve veren bitkilere öksin uygulamasının başka ticari uygulamaları da vardır. Meyve bağlanması için çoğunlukla normal tozlaşma gerekli olup bu meyvelerin irileşmesini sağlar. Bazı durumlarda oksin püskürtülerek meyvelerin boyutu arttırılabilir. Olgun meyvenin yere düşmesi de absisyon tabakasının oluşmasına bağlı olduğundan, olgunlaşan tohumlarda üretilen öksin giderek azaldığından olgunlaşma yaklaştığında, pek çok meyve ağacına öksin püsürtülmesi yaygın bir uygulama halini almıştır. Bu spreyler absisyon tabakası oluşumunu engelleyerek zamansız meyve dökülmesini azaltır (Zamansız dökülen meyvaların pek çoğu ticari değerini kaybeder).

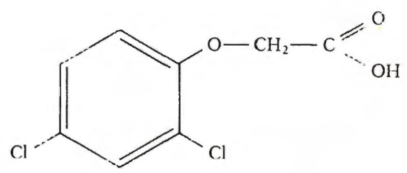
Öksinler ve yaprak absisyonu: Döllenmemiş çiçekler bitkiden düşer. Çünkü çiçeklerde yüksek öksin üretimi olmadığında, çiçek sapının kaidesinde özel bir hücre tabakası, yani absisyon tabakası oluşur. Absisyon tabakasının oluşması sonucu, olgun meyve de yere düşer. Benzer şekilde, yaprak döken ağaç ve çalıların sonbaharda (ya da hastalanmış yaprakların yılın herhangi bir zamanında) yapraklarını dökme kısmen yaprak ayası tarafından üretilen öksin miktarındaki azalmanın bir sonucu olarak, genellikle (her zaman olmasa da) petiolün kaidesinde absisyon tabakası (Şekil 32.31) oluşmasına bağlıdır. Kısacası, öksin, absisyonu engelleyici olarak iş görür; diğer bir hormon, yani etilen (kısaca tartışılacak), absisyonu artırıcı etki yapar. Orta şiddetteki bir rüzgâr basıncı gibi herhangi bir hafif zorlama, absisyon tabakasında kopma başlatabilir. Çünkü absiyon bölgesindeki hücrelerin çeperleri, selülozu parçalayıcı bir enzim olan selülaz konsantrasyonundaki artış nedeniyle zayıflar.



32.31 ***Coleus*** **yaprağında, petiol kaidesinde absisyon tabakasını gösteren resim**
Ok, absisyon tabakasının küçük hücrelerini göstermektedir.

Öksinler ve hücre bölünmesi Öksinlerin hücre uzaması ve absisyon tabakası oluşumundaki rollerinin yanı sıra, belirli dokularda hücre bölünmesine katıldıkları da düşünülmektedir. Erken ilkbaharda, tomurcuklardan aşağıya doğru taşınarak kambiyumun etkinleşmesini sağlayan maddenin oksin olduğu açıktır. Böylece, yeni iletim dokula-

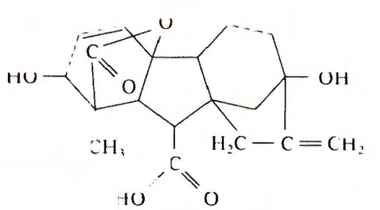
[5] Meyve bağlanması, bir çiçekteki ovaryumun meyveye dönüşümüdür. Bu işlem tozlaşmadan hemen sonra başlar; ancak görmüş olduğumuz gibi, bu aynı zamanda bu öksin uygulaması ile de başlatılabilir.



32.32 2,4 - D'nin yapısı



32.33 2,4 - D'nin bir karahindiba üzerindeki etkisi



32.34 Giberellik asitin yapısı

rı oluşmaktadır. Sonbahar yaklaştıkça, tomurcuklar ve yapraklar tarafından üretilen öksin miktarındaki azalmaya bağlı olarak kambiyumun etkenliği de azalır.

Öksinler olasılıkla yan köklerin oluşumunu da başlatırlar. Daha önce gördüğümüz gibi, böyle kökler, genellikle endodermisin hemen iç kısmında, perisikl adı verilen nispeten farklılaşmamış hücre tabakalarından kökenlenirler (Bkz. Şekil 32.12). Perisikl hücreleri çoğu zaman meristematik etkenlik göstermezler. Bununla birlikte, perisikl'deki küçük bir hücre grubu, aralıklarla aktif bir biçimde bölünen meristematik dokuya dönüşerek, ana kökün dış kısmındaki dokulardan çıkarak toprağa giren yeni bir lateral kök oluşturur. Perisikl'da meristematik etkenlik başlatan uyarı öksinden gelir. Aslında, yan yana dallanma oluşturmak için bitki köklerine öksin uygulanabilir; ancak öksinin hücre bölünmesini doğrudan teşvik edip etmediği belirsizdir; örneğin, öksin, sonradan doğrudan uyarıcı etki gösterebilen başka bir hormonun (etilen) üretiminde artış sağlayarak dolaylı etki gösterebilir.

Öksinler (bu anlamda genel olarak köklendirme hormonları olarak da adlandırılırlar), gövde ya da yaprak gibi organların çeliklerinden adventif köklerin geliştirilmesinde önemli bir ticari kullanım bulmuşlardır. Sardunyalar ve söğütler gibi bazı bitkilerin çelikleri, hormon uygulanmaksızın, suda ya da toprakta kolayca köklenmelerine karşın, bitkilerin çoğu bu şekilde çoğaltılamaz. Böyle durumlarda öksin uygulanması, genellikle kök oluşumunu teşvik etmektedir. Böylelikle, kaybedilme olasılığı olan pek çok değerli genotipin vejetatif olarak çoğaltılması mümkün olmaktadır.

Kimyasal yabani ot kontrolü 2,4-diklorofenoksiasetik asit, yaygın olarak kullanılan modern bir ot öldürücü ya da herbisittir. Genellikle 2,4-D olarak kısaltılır (Şekil 32.32). Öksin testlerinin tümüne yanıt vermesede sentetik kimyasal, öksinin pek çok özelliğini gösterir. Öksin benzeri sentetik kimyasallar, 1940'lardan bu yana, karahindiba benzeri yapraklı türlerin ve diğer geniş yapraklı türlerin kontrolünde bol miktarda kullanılmışlardır. Uygun konsantrasyonlarda kullanıldıklarında, seçicilik göstermeleri ve çimler ile bunların akrabaları olan diğer monokotilleri öldürmemeleri nedeniyle, çimenliklerde, otlaklarda, mısır, buğday, çavdar ve pirinç tarlalarında geniş yapraklı türlerle mücadelede çok büyük ticari öneme sahiptirler. Bu sentetiklerin düşük konsantrasyonlarda doğal öksinlerle benzer etkiler göstermelerine karşın, yüksek konsantrasyonlarda bazı bitki kısımlarında büyümeyi engelleyip, diğer kısımlarında ise hızlı, koordinasyonsuz ve düzensiz bir büyümeyi teşvik ederek bitkileri öldürürler (Şekil 32.33). Ne bu sonuçların tam oluşma şekli ne de çimlere göre (monokotillev) geniş yapraklı türlerin daha duyarlı olmalarının nedeni bilinmemektedir.

GİBERELLİNLER

Japonlar, "sersem-fide hastalığı" olarak adlandırdıkları bir pirinç hastalığı ile çok uzun süre önce tanışmışlardır. Hastalanan bitkilerin boyları olağanüstü uzayarak kendi ağırlıklarını taşayamaz hale gelmektedir. 1926'da, bir Japon botanikçi, E. Kurosawa, *Gibberella fujikuroi* isimli bir mantar tarafından enfekte edilen tüm bitkilerin bu hastalığa yakalandığını bulmuştur. Araştırıcı, mantarın sağlıklı fidelere geçmesi halinde, hızlı gövde büyümesi şeklinde beliren tipik hastalık

belirtisinin ortaya çıktığını bulmuştur. Kurosawa, mantardan elde ettiği özütü ve hatta, mantarın yetiştiği ortamdan elde ettiği özütü kullanarak benzer semptomları oluşturabilmiştir. Bazı kimyasalların hastalıkla ilgisi olduğu açıktı.

Bu hastalık üzerinde çalışan bazı japon bilim adamları, şu an ***giberellin*** olarak bilinen ve pirinç bitkilerine uyguladıklarında tipik hastalık belirtilerinin ortaya çıkmasına neden olan bir maddeyi *Gibberella* isimli mantardan izole etmeyi ve kristalleştirmeyi başarmışlardır. Mantardan gelen giberellin, etkilenen bölgede konukçu bitkinin belirgin bir biçimde hızlı büyümesini teşvik etmektedir; mantar, daha sonra kendi büyümesini desteklemek için, konukçunun hızlanan metabolizma ürünlerini kullanmaktadır. Giberellinler üzerindeki araştırmalar 1950'den bu yana yaygınlaşmıştır. Şu ana kadar giberellin olarak sınıflandırılabilen 70'ten fazla farklı maddenin doğal olarak mantarlarda ve hormon olarak yüksek bitkilerde bulunduğu saptanmıştır. Deneysel çalışmada en sık kullanılan giberellin, ***giberellik asit***'tir (Şekil 32.34).

Giberellinlerin en belirgin etkisi, cüce bitkilerde ve normalde gövdeleri az uzayan diğer bitkilerde gövde uzamasını teşvik etmeleridir (Şekil 32.35). Cüce bitkilerde birçok aktif giberellinin oluşumunda yer alan son enzim bulunmaz. Dıştan giberellin uygulaması, bu eksikliği ortadan kaldırarak bitkilerin normal büyümelerini sağlamaktadır.

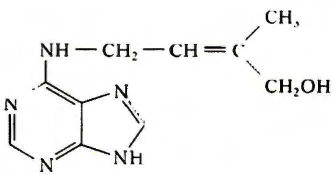
Hem giberellin'in hem de öksin'in gövde uzamasını teşvik etmelerine karşın, bitki büyümesinin düzenlenmesinde biri diğerinin yerini alamaz. Bunun nedenlerinden biri, bitkinin bu iki hormona en duyarlı olduğu büyüme evrelerinin çoğunlukla farklı olmasıdır; örneğin, buğday koleoptillerinde giberelline duyarsızlık öksine duyarsızlıktan olan önce ortaya çıkar. Diğer bir neden, giberellinin ksilem ve flöemde serbestçe hareket edebilmesine karşılık, tipik bir biçimde öksinin sadece bir yönde taşınabilir olmasıdır. Buna bağlı olarak, giberellin, sistemik etkiler oluştururken öksinin uyardığı tepkilerin simgesi olan kıvrılma hareketlerini oluşturamaz. Giberellinlerle ilgili testler, bunların, doğal giberellin içerikleri çok düşük olan cüce bitkilerde (örneğin cüce mısır ve bezelye) büyümeyi teşvik etme yetkinliklerine dayanır. Öksinler, bu tür testlerde, olumsuz sonuç verirler. Çünkü öksinler bütünlüğü bozulmamış bitkilere uyguladıklarında, uzama üzerinde hemen hemen hiçbir etki göstermezler.

Giberellinler, gövde uzamasının yanısıra, bir dizi gelişim süreçlerinde de rol oynarlar. Bu hormonlar (1) sıklıkla tohum ve tomurcuk dormansisini kırabilirler; (2) tohumlarda depo nişastalarını hidrolize eden bir enzimin oluşumunu teşvik ederler; (3) bazı iki yıllıklar da büyümenin birinci yılında çiçeklenmeyi teşvik edebilirler; (4) yazın çiçeklenen bazı bitkilerin "çiçek tomurcuğu" ve böylece ilkbaharda bir çiçek durumu oluşturmalarını ya da normalde çiçeklenme için gün uzunluğu çok kısa olduğunda, çiçeklerin dökülmesini ve (5) bazı türlerde meyve bağlanmasını teşvik edebilirler.

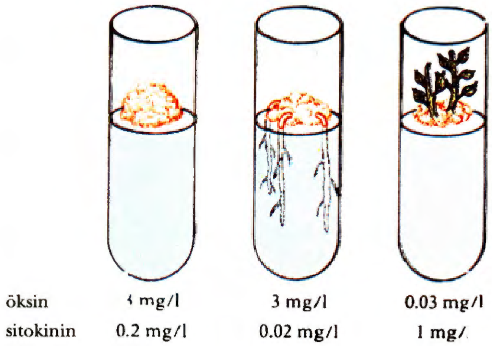
Giberellinler, omurgalılardaki steroit hormonlarınınkine (östrojen ve testostoron gibi) benzeyen bir biyosentez yolundan kökenlenirler ve yağda çözünürler; bu nedenle hücre zarlarından geçebilirler. En azından bazı durumlarda bazı genlerin açılmalarını ve kapanmalarını tetiklerler. Örneğin, pek çok tohumda, suya uyarılmaya tepki olarak gelişmekte olan bir bitki embriyosunun bir kısmında üretilmiş olan giberellin, başka bir kısımda α-amilaz enziminin sentezine özgün genleri etkinleştirir. Bu enzim, tohumun depo enerji kaynağı



32.35 Lahana üzerinde giberellik asitin etkisi Soldaki bitkiler normaldir. Sağdakiler ise iki ay süreyle haftada bir kez giberellik asitle muamele edilmiştir. 1. Bölümden hatırlayacağınız gibi, lahana, uzun ince bir atasal formun evcilleştirilmiş formlarından biridir (bakınız Şek. 1.20, s.15). Yoğun islah çalışmaları ile normal giberellik asit düzeyleri ortadan kaldırılmış ve böylece lahanada istenen kompakt büyüme sağlanabilmiştir.



32.36 Sitokinin yapısı
En yaygın sitokinin, burada gösterilen zeatindir.



32.37 Kültüre alınmış bir tütün kökünün öz hücrelerinin gelişimi üzerinde öksin ve sitokinin etkisi
Belirli hormon konsantrasyonlarında, yalnızca amorfsu bir kallus oluşmaktadır. Diğer konsantrasyonlarda kallustan kökler ya da gövdeler gelişir. Tüm bitki hücreleri en azından teoride gelişimsel olarak totipotent kaldıklarından, bir bitkiden bir kallusun oluşturulması ve daha sonra uygun hormon uygulanarak kök ve gövde oluşumunun indüklenmesi, rekombinant DNA teknikleriyle oluşturulanlar dahil, değerli türlerin ve çeşitlerin çoğaltılmasında kuvvetli bir yöntem olmuştur.

olan nişastanın kolaylıkla kullanılabilir şekerlere dönüştürülmesine yardımcı olur. Giberellinlerin, bitkilerin yaşam döngülerindeki diğer evrelerde ve farklı kısımlarındaki moleküller olaylar üzerindeki etkileri henüz pek bilinmemektedir.

Tarımda olası giberellin uygulamaları, yoğun bir biçimde araştırılmaktadır. Otsu bitkilerde boy uzamasına teşvik edilmesinde kullanılmaları uygun olabilir. Maalesef, gibberellinlerin teşvik ettiği boy uzaması genellikle daha fakir bir yaprak oluşumu ile baskı altına alındığından kültür bitkisinin toplam ağırlığında az bir artış meydana gelir. Bununla birlikte, giberellinler ince ve narin sap oluşturan kereviz'de büyüme hızını arttırarak yarar sağlarlar. Ayrıca, ilkbaharda, bazı bitkilerde tohum çimlenmesinin hızlandırılmasında ve çekirdeksiz üzümlerin daha büyük salkımlar oluşturması için kullanılırlar.

SİTOKİNİNLER

Doku kültürü tekniği, yani laboratuvarda steril besi ortamında hücrelerin ya da doku parçalarının yetiştirilmesi, hem bitkilerin hem de hayvanların gelişim biyolojisi ile ilgili araştırmaları büyük ölçüde kolaylaştırmıştır. Bu teknik sayesinde, Wisconsin Üniversitesi'nden Folke Skoog, Carlos O. Miller ve arkadaşları 1950'lerde yeni bir hormon grubu keşfetmişlerdir.

Bu botanikçiler, doku kültürü ortamında tütün bitkilerinin parankima dokularını büyütme yöntemleri geliştirmişlerdir. Bu hücreler kallus olarak adlandırılan ve tümöre benzeyen bir doku kütlesi oluşturmuşlardır. Büyümeye katılan hücreler sıklıkla çok büyük boyutlara ulaşmışlardır. Bununla birlikte, bazen çekirdek bölünse bile, yeni hücre çeperleri oluşmadığından, bu hücreler tam bir hücre bölünmesi göstermemişlerdir. Skoog ve arkadaşları, çöktürülmüş, DNA'dan yapılmış özütlerin, bu hücreler tamamen gelişmiş bir kofula sahip olsalar bile, kallustaki hücrelerin bölünmelerini sağladığını bulmuşlardır. Bu, onların, normal meristematik hücrelere az benzerlik gösteren olgun farklılaşmış hücreler olduklarını gösterir. Uyarının oluşmasından sorumlu bileşik izole edildikten sonra bu maddenin nükleik asitlerin bir parçalanma ürünü olduğu ve laboratuvarda kolaylıkla üretilebildiği anlaşılmıştır.

Skoog ve arkadaşları tarafından izole edilen madde, doğal oluşan bir madde değildi; ancak 1964'te Yeni Zelanda'da D.S. Letham ve arkadaşları **Zeatin** olarak adlandırılan bir bileşiği mısır tohumlarından izole etmişlerdir (Şekil 32.36). Bu madde ***sitokininler*** olarak bilinen ve hücre bölünmesini arttırıcı bir dizi hormonun doğal olarak en aktif bir üyesidir.

Doku kültüründe bir kallus üzerinde sitokininin etkisi, öksinlerin varlığına bağlıdır. Gerçekten, sitokininin öksine oranı yeni hücrelerin farklılaşmasının belirlenmesinde çok büyük öneme sahiptir. Öksin sitokininden fazla olduğunda kök büyümesi başlar; oran sitokinin lehine dönüştüğünde ise gövdeler ve yapraklar oluşur (Şekil 32.37). Sitokinin ana kaynağının kökler olmasına karşın öksin esas olarak meristemler tarafından oluşturulduğundan, bu ilişki, bitkinin bu iki önemli dokuya dengeli bir biçimde sahip olabilmesi açısından yardımcı olur. Büyümekte olan bir gövdede bu iki hormonun oranındaki değişiklik olasılıkla apikal dominansinin yerini belirler. Her iki hormon da hücre büyümesini etkiler; ancak sitokinin hücre bölünmesini arttırmasına karşın, öksin esas olarak uzamayı teşvik eder. Bu tip bir hormonal ilişki, omurgalılar için de geçerlidir.

Diğer çok sayıdaki işlevleri arasında, sitokininler (1) protoplastit-

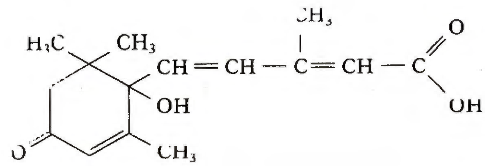
lerin işlevsel kloroplastlara dönüşümünü teşvik ederler; (2) bazı türlerde meyve gelişimini ilerletirler ve (3) protein ve nükleik asit sentezinin sürmesini sağlayarak ve zar bütünlüğünün korunmasına yardım ederek özellikle yapraklarda senesensin (yaşlanma) geciktirilmesine yardım ederler. Bu liste ve öksin ile giberellinle ilgili tartışmalar başlıca tüm bitki hormonlarının, bitki büyüme ve gelişmesinin tüm yönlerinde bir şekilde yer aldığını göstermektedir.

ENGELLEYİCİLER

Öksinler, gibberelinler ve sitokininlerinkinin tam tersi etkilere sahip olan büyüme engelleyicileri hakkında nispeten az şey bilinmektedir. Bazıları izole edilmiş ve tanımlanmış ise de, diğer pek çoğunun varlığına basitce değinilmiştir.

Dormansinin sürdürülmesinde engelleyicilerin rolü özel ilgi çekmiştir. Engelleyiciler, sonbaharda bazı tomurcukların ve tohumların etkinliklerini durdurarak tomurcukların ve tohumların ölme risklerinin bulunduğu mevsimde ortaya çıkabilecek olan birkaç günlük sıcak bir dönemde, onların büyümeye başlamalarını önlerler. Zamanla göreceli olarak parçalanma ve uzun süre soğuğa maruz kalma ya da suyun süzücü etkisi engelleyicilerin parçalanmasına neden olur. Engelleyicilerin parcalanmasıyla sonucu dormansi kırılır ve böylece tomurcuklar ve tohumlar bir sonraki büyüme mevsiminde aktifleşebilirler. Buna ek olarak, engelleyicileri engelleyen ve dormansinin kırılmasına yardımcı olan başka bir hormonun (çoğunlukla gibberellin) miktarında artış meydana gelebilir. Tohumların çimlenmeden önce, engelleyicilerin suyla yıkanmasına duyulan gereksinim bazı çöl bitkilerinde önemli bir evrimsel uyum oluşturur. Yere düşen tohumlar, yalnızca uzun süren şiddetli yağmurlardan sonra çimlenirler. Çöl yaşamına uyum sağlamamış tohumların çimlenmesine yetecek kadar nem sağlayan hafif yağmurlar, çöle uyum sağlamış tohumlarda çimlenmenin başlamasına yetecek oranda engelleyicilerin yıkanmasını sağlayamaz; bu nedenle kısa bir süre sonra oluşan kurak koşullarda, ölmeleri kaçınılmaz olan narin yapılı genç bitkiler gelişemezler

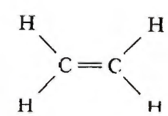
Bilinen en önemli engelleyici ***absisik asit*** hormonudur (Şekil 32.38). Bu hormon yalnızca tomurcuklarda ve tohumlarda dormansiyi teşvik etmekle kalmayıp, aktif olarak büyüyen sürgünlere uygulandığında, bitkiyi kış yaşamına hazırlayan bir dizi diğer karmaşık ilişkiyi (hücre bölünmesinde azalma, yeşil yapraklar yerine koruyucu pulların oluşması, su geçirmeyen maddelerin biriktirilmesi vb) de teşvik eder. Absisik asit, yaprak absisyonunu yalnızca birkaç türde teşvik eder. Bu hormon, esas olarak, su stresi ile ilgili bir dizi genin beliriminde bir sinyal olarak iş görmesinin yanında, doğrudan kısa süreli bazı etkilere de sahiptir; örneğin, havanın yaprak içine girmesini ve orada dolaşımını sağlayan stomaların kontrolünde rolü vardır. Bitki çok su kaybetmeye başladığınca stoma bekçi hücreleri kapanırlar. Bu mesajı götürerek stomaların kapanmasını başlatan absisik asittir.



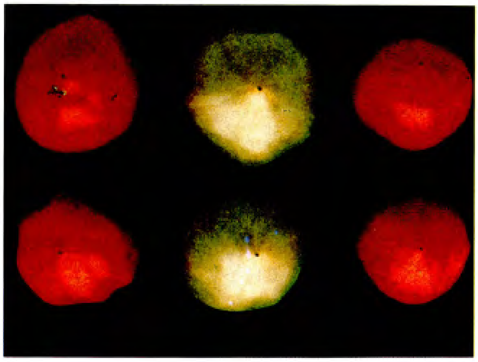
32.38 Absisik asitin yapısı

ETİLEN

"Çürük bir elma bir parseli mahveder." Bu halk deyişi, bir gerçeğe dayanmaktadır: bir kasadaki bir elma çürümeye başlayınca o kasanın içindeki diğer elmalar da kısa bir süre sonra çürümeye başlar. Çürük elmanın bol miktarda uçucu etilen bileşiğini (Şekil 32.29) üreterek diğer meyveleri etkilediğini biliyoruz. Etilen, bitki yaşamında bir dizi etkiye sahip bir hormondur.



32.39 Gaz halindeki hormon, etilen



32.40 Domatesin olgunlaşmasında etilenin etkisi Domates, normalde içsel olarak üretilen etilene tepki olarak olgunlaşır (sol). Etilen üretiminde yer alan bir mRNA' ya bağlanan ve onu etkisizleştiren bir antisens RNA'yı kodlayan genin genetik mühendisliği ile aktarılması ile, dıştan hormon uygulanmaksızın (sağ) olgunlaşamayan (orta) domatesler üretilebilir. Olgunlaşmaya müdahale edilebilmesi yetiştiriciler bozulmadan taşınabilen ve gereksinim duyuluncaya kadar saklanabilen, normal büyüklükteki domatesler üretebilmeleri olanağını sağlar.

Etilenin en bilinen etkilerinden biri, meyve olgunlaşmasını teşvik etmesidir. Meyve maksimum büyüklüğe ulaşınca, olgunlaşma sağlayan bir dizi kimyasal değişikliğe duyarlı hale gelir. Olgunlaşma işlemi karbon dioksit çıkışında ani ve keskin bir artış ile başlar ve dah sonra bunu ani bir azalış izler. ***Klimakterik*** olarak adlandırılan bu metabolik etkenlik patlaması, etilen konsantrasyonundaki yüzlerce kat artış ile başlar. Değişim otokataliktir, yani, etilen bir meyveyi uyardıkça, o meyve daha fazla etilen üretir. Bu reaksiyon, meyveler, iyi havalandırılmış konteynırlar içinde paketlenerek önlenir. Etilen üretimi engellenerek ya da etilen meyve tarafından üretildikçe mümkün olduğunca hızlı bir şekilde uzaklaştırılarak, klimakterik önlenir ve olgunlaşma gerçekleşmez. Şu anda ticari meyvelerin çoğu, yeşil ve sert iken toplanmakta ve taşınmaktadır. Bu nedenle de zarara karşı dayanıklıdır. Daha sonra, bu meyveler satışa hazır olduklarında, etilen gazı ile olgunlaştırılabilirler (Şekil 32.40).

Ayrıca, etilen, yaprak absisyonuna (belirgin bir şekilde selülaz üretimini teşvik ederek) ve bitkide ya da bir bitkinin değişik kısımlarında senesense özgü diğer değişikliklere de katkıda bulunur. Buna ek olarak, bazen gövdelerin ve köklerin ışınsal büyümesini teşvik edebilir; bazı türlerin tomurcuk ve tohum dormansinin kırılmasına ve ananas gibi bitkilerde çiçeklenmenin başlamasına yardım edebilir. Bunların dışında, lateral tomurcuk engellenmesi gibi genellikle öksine bağlanan bazı etkiler, bazı durumlarda öksi tarafandan teşvik edilen etilen artışına bağlanmaktadır.

Şu ana değin bitki büyümesinin kimyasal kontrolüne ilişkin tartışmalarımızdan çıkarılabilecek sonuçları özetleyelim:

1. Büyümenin ilk evresi, yani hücre bölünmesi, sitokininler ve öksinler ile bu hormonların etkinliğini arttıran diğer etmenler tarafından uyarılır.
2. Büyümenin ikinci evresi olan, hücre büyümesinin kontrol edilmesine, uzamayı arttıran öksinler ve giberellinler gibi maddeler katılır.
3. Çeşitli bitki hormonları, karşılıklı ilişkiler ve bitkinin çeşitli kısımlarında farklı etkileri göstererek yapı ve işlevin gelişimde bütünlüğü sağlarlar ve koordine ederler.
4. En önemlilerinden biri etilen olan senesensi teşvik edici çeşitli maddeler, ölüme götüren yaşlanma işlemine neden olur.

ÇİÇEKLENMENİN KONTROLÜ

Çiçeklenme rasgele bir işlem değildir. Bazı bitkiler ilkbahar başlangıcında, diğerleri yaz ortasında, kasımpati gibi diğer bazıları ise sonbaharda çiçek açar. Bu basit gerçekler yüzyıllardan beri bilinmesine karşın; ancak 1920'den bu yana ilgili kontrol mekanizmaları hakkında bazı şeyler anlaşılabilmiş, pek çok yönü ise hâlâ çok iyi bilinmemektedir.

FOTOPERYODİZM VE ÇİÇEKLENME

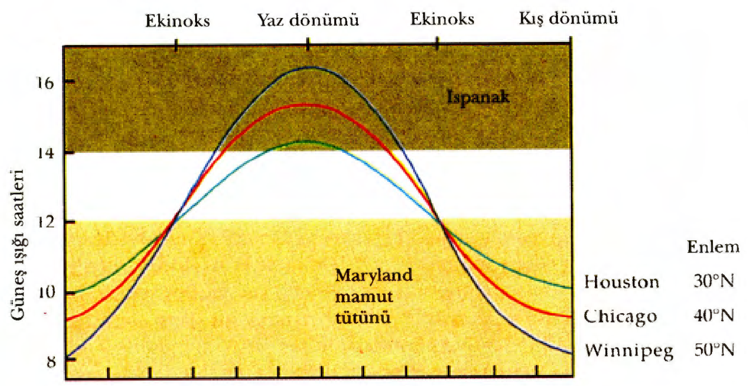
ABD tarım bakanlığının Beltsville, Maryland'daki Laboratuvarlarında tütün bitkisi ile çalışan W.W. Garner ve H.A. Allard'ın araştırmalarıyla çiçeklenme işlemi üzerine yoğun ilgi, başlamıştır. Bu araştırı-

cılar, Maryland mamutu isimli yeni bir mutant tütün çeşitinin olağanüstü büyüyebildiğini (3 m.'ye kadar); ancak çiçeklenemediklerini keşfetmişlerdir. Araştırıcılar, çelikleme ile yeni bir çeşit üretmişler ve bu çeşitin kışın serada çiçeklenebildiğini bulmuşlardır. Çiçeklenme, Garner ve Allard'ın orijinal olarak üzerinde çalıştıkları bir konu olmamasına karşın, Maryland mamutu adlı çeşitin yazın değil de niçin kışın serada çiçeklenebildiği sorusuna ilgi duymuşlardır. Böylece, botaniksel çalışmaların tümünde yeni bir çığır açan bir seri deneye başlamışlardır. Yaratıcı araştırıcılar, araştırmalarının tüm yönlerini değiştirseler bile, bir olguyu gözden kaçırmayıp onu önemini anlar ve izlerler.

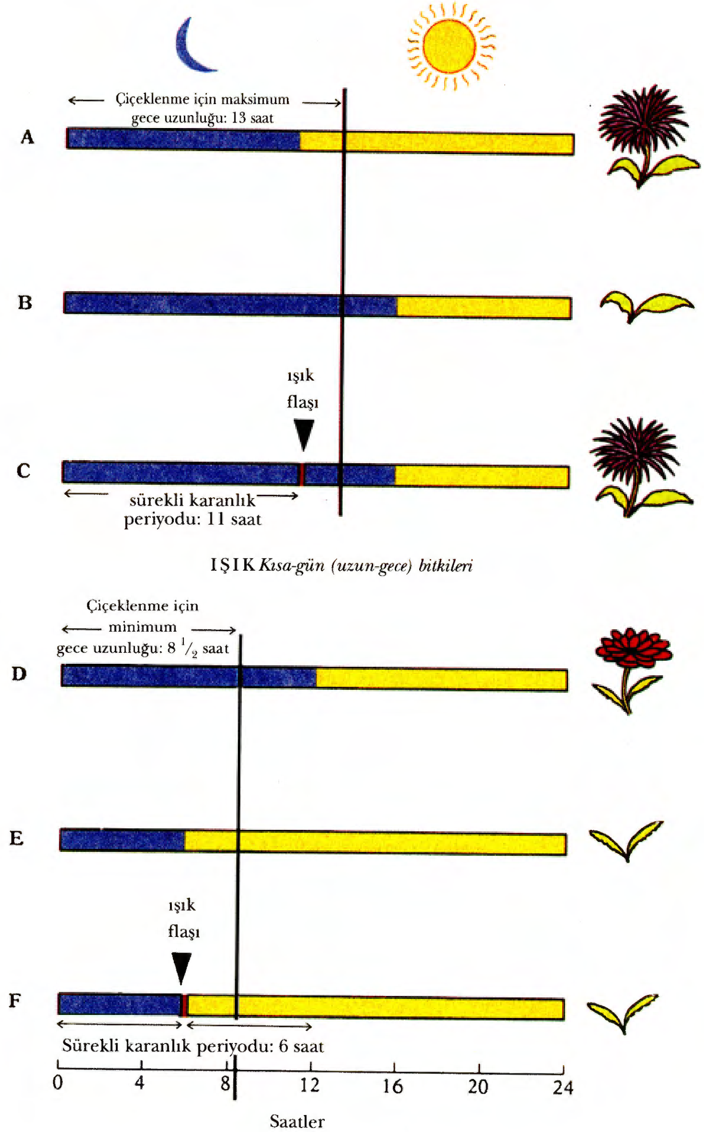
Garner ve Allard, kışın seraların, yazın ise tarlaların sıcaklık, nem, ışık şiddeti, gün uzunluğu ve buna benzer etmenler açısında farklılık gösterdiğini kavradılar. Daha sonra, dikkatli bir şekilde bu çevresel etmenleri, biri diğerinin yerini alacak şekilde elemine ederek çiçeklenmeyi kontrol etme olasılığındaki gün uzunluğu etmenini (Şekil 32.419) keşfedinceye kadar deneylerini sürdürdüler. Araştırıcılar sonbaharın sonundaki ve kış başlangıcındaki kısa günlerin, Maryland mamutu adlı çeşitte çiçeklenmeyi uyardığını bulmuşlardır. Bu araştırıcılar, bitkilerin her gün belli bir süre ışık almalarını önleyip kısa gün koşullarına maruz bırakarak, yazın çiçeklendirebilmişlerdir. Diğer taraftan, kışın ise aydınlatma ile gün uzunluğunu arttırarak çiçeklenmeyi önleyebilmişlerdir.

Garner ve Allard, ayrıca Biloxi isimli soya fasulyesi ile de denemeler yapmışlardır. Soya fasulyelerini mayıs başından temmuza kadar iki haftalık aralıklarla ekmişler ve büyüme dönemleri arasındaki farklılık 60 güne kadar çıksa bile, bitkilerin tümünün Eylül'de aynı zamanda çiçeklendiklerini bulmuşlardır. Tahmin edileceği gibi, bitkiler, çevreden bir sinyal beklemekteydiler. Garner ve Allard bu sinyalin kısa günler olduğundan emindiler.

Diğer türler ile yapılan denemeler, bitkilerin büyük bir bölümünün üç gruptan birine yerleştirilebileceğini ortaya çıkardı: (1) tütün ve soya fasulyesinin yukarıda sözü edilen çeşitleri gibi, çoğunlukla sonbaharda olmak üzere, gün uzunluğu belirli bir kritik değerin altında kalınca çiçeklenen **kısa-gün** bitkileri (krizantemum, poinsettia, dahlia, yıldız çiçeği, pıtrak, altınçubuk ve ambrosia bunlara örnek oluşturur); (2) Gün uzunluğu, özellikle yazın belirli bir kritik değeri aşınca çiçek açan **uzun-gün** bitkileri (marul, tahıllar, üçgül, hazeran



32.41 Yılın çeşitli zamanlarında farklı enlemlerde gün uzunluğu
Günler yaz dönümünde en uzun (Kuzey Yarıküre'de yaklaşık haziranın 21'i), güz dönümünde ise en kısadır. Ekvatordan uzaklaştıkça gün uzunluğundaki varyasyonlar artar; örneğin kutuplarda, yaz dönümüne doğru gün uzunluğu 24 saattir. Bazı bitkiler gün uzunluğunu çiçeklenme için bir ipucu olarak kullanırlar. Maryland mamut'u isimli tütün, gün uzunluğu yaklaşık 12 saatten kısa olduğunda, ıspanak ise gün uzunluğu 14 saatin üzerinde olduğunda çiçek açar; (tropiklerde bu hiçbir zaman görülmez.)



32.42 Bir uzun gün bitkisi ile kısa gün bitkisinin karşılaştırılması
Sarı çubuklar gündüzleri, mavi çubuklar ise geceleri göstermektedir. Burada gösterilen kuramsal uzun-gün bitkisi (kısa gece), 13 saat gibi oldukça uzun kritik bir gece uzunluğuna, kuramsal kısa gün (uzun gece) bitkisi ise 8,5 saat gibi nispeten kısa bir kritik gece uzunluğuna sahiptir. Bir başka deyişle, bu örnekte kısa gece bitkisi için kritik gece uzunluğu, aslında uzun gece bitkisi için olandan daha uzundur. Aradaki fark, kritik gece uzunluğunun kısa gece bitkisi için maksimum değerde, uzun gece bitkisi için ise minimum bir değerde olmasıdır. Gece uzunluğu kritik bir değerin altında olduğunda, kısa gece bitkisi çiçeklenecek (A); ancak kritik değerin üzerinde olduğunda çiçeklenmeyecektir (B); bununla birlikte, uzun gece, kritik bir değerin altındaki sürekli karanlık peryodunu azaltan kısa süresi bir ışık ile bozulursa bitki çiçeklenecektir (C). Bunun aksine, uzun gece bitkisi, gece uzunluğu kritik değerin üzerine çıkanca çiçeklenecek (D); ancak kritik değerin altında olduğnuda çiçeklenmeyecektir (E); uzun gece, kritik değer altındaki sürekli karanlık peryodunu azaltan kısa süreli bir ışık ile bozulursa, bitki çiçeklenmeyecektir (F).

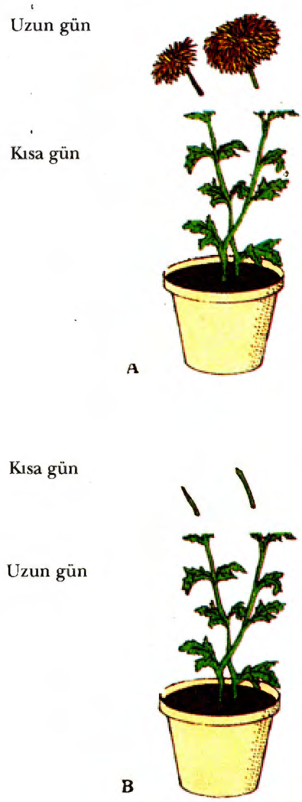
çiçeği); ve (3) gün uzunluğundan etkilenmeyen ve uzun gün ya da kısa günde çiçeklenebilen **nötr-gün** bitkileri (karahindiba, ayçiçeği, karanfil, hercaimenekşe, domates, mısır, çalı fasulyesi). Garner ve Allard'in ***fotoperyodizma*** olarak isimlendirdikleri ve gün uzunluğunun gece uzunluğuna karşı ortaya çıkan bu tepki, bitkilere üreme zamanlarını belirlemelerinde yardım eder. Örneğin, bazı bitkiler erken tohum bağlarlar; bu bitkilerin fideleri aynı yıl gelişir ve kışı genç bitkiler olarak geçirirler. Diğerleri geç tohum bağlarlar ve kışı tohum halinde geçirirler. Yılın farklı zamanlarında çimlenen fideler için su ve ışığın elverişli olup olmaması dahil, herbir stratejinin kesin fayda ve maliyeti vardır. Ayrıca, buna tozlaşma maliyeti de eklenir: tozlaştırıcı-

lar ilkbaharda kıtlık çektiklerinden, bitkilerin onları beslemek için büyük miktarlarda nektar sunmaları gerekir. Yaz sonunda pazar zenginleşir ve tozlaşma ucuzlar. Bir tür için en iyi çiçeklenme zamanı olmasa bile, yabancı döllenme şansının maksimuma çıkartmak için senkronize biçimde çiçek oluşturulması bitkiye avantaj sağlayabilir.

"Uzun gün" ve "kısa gün" terimlerinden de anlaşılacağı gibi, çiçeklenmenin fotoperyodizmasında kritik etmen gün uzunluğudur; öyleyse bir uzun gün bitkisinin uygun bir mevsimde gün ortasında birkaç saatliğine ışık alması önlenirse, o türün çiçeklenmesinin önlenmesi gerekir. Ancak bu uygulansa da hiçbir şey olmaz ve bitki normal şekilde çiçeklenir. Fakat, bir kısa gün bitkisi, normal çiçeklenme mevsiminde gece ortasında birkaç dakikalığına ya da hatta saniyeliğine parlak bir ışıkla ışıklandırılırsa, o bitki çiçeklenmez (Şekil 32. 32. 42 F). Bir uzun gün bitkisi üzerinde gerçekleştirilen benzer bir deney o bitkinin yanlış mevsimde çiçeklenmesine neden olur (Şekil. 32. 42 C). Öyleyse, fotoperyotta kritik etmenin gerçekte gündüz uzunluğu değil, gece uzunluğu olduğu ortaya çıkmaktadır.

Bitkiler ve hayvanlarda işleyen basit bir kurala göre, kritik karanlık peryodunda herhangi bir zamanda bir ışık algılanırsa (normalde, mevsimlere bağlı olarak, şafak ve alaca karanlığın değişiklik gösterdiği periyotta olduğu gibi; fakat deneysel olarak ışıklandırma ile de sağlanabilir), genetik anahtarlar değişirve bunu, bir dizi kimyasal değişiklik izler.

Uzun gün ve kısa gün bitkileri arasındaki farklılık, çiçeklenme zamanında, karanlığın kesin süresine bağlı değildir. Daha çok temel ayrım, uzun gün (kısa gece) bitkilerinin gece uzunluğu kritik bir değerin altında olduğunda, buna karşılık, kısa gün (uzun gece) bitkilerinin ise yalnızca gece uzunluğu kritik bir değerin üzerinde olduğunda çiçeklenebilmeleridir (Şekil. 32.42). Dolayısıyla, her bir türe özgü kritik gece uzunluğu, uzun gün bitkilerinin çiçeklenmesi için maksimum, kısa gün bitkilerinin çiçeklenmesi için minumum değerdedir. Bazı türlerde, sıcaklık, gerçek gün uzunluğu ölçütünü değiştirir.

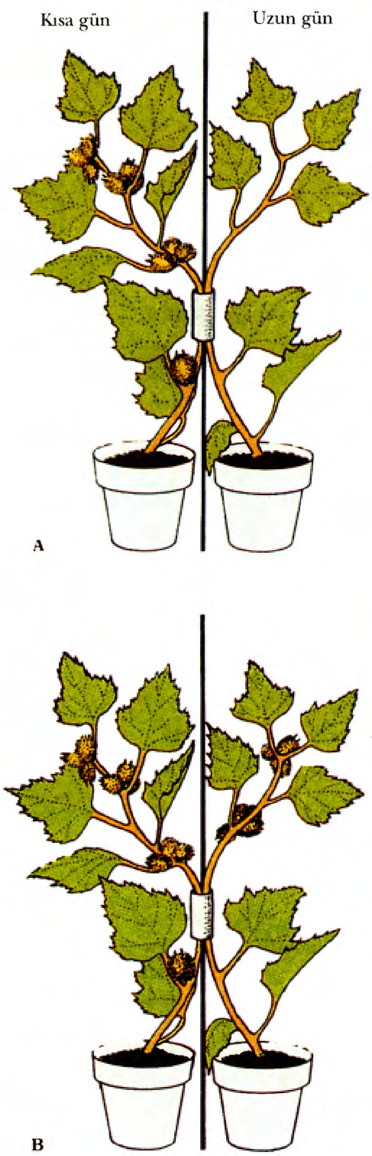


32.43 Chailakhian'ın deneyi
(A) Chailakhian, bir krizantemumun üst yarısından yaprakları uzaklaştırmış ve daha sonra bitkinin üst yarısını uzun günlere, alt yarısını ise kısa günlere maruz bırakınca bitkiler çiçeklenmiştir. (B) Araştırıcı bunun tersini yapınca bitki çiçeklenmemiştir.

BİR ÇİÇEKLENME HORMONU VAR MIDIR?

Farklı bitkilerde çiçeklenmeyi neyin belirlediğini gördükten sonra, fotoperyodun nasıl etki gösterdiğini anlamaya hazırız. 1936'da, Rusya'da, M.H. Chailakhian'ın deneylerine başlamasıyla, çiçeklenmenin hormonlar tarafından kontrol edildiği, kanıtlarla desteklenmiştir. Chailakhian, krizantemumların (kısa gün bitkileri) üst yarılarından yaprakları uzaklaştırmış; fakat alt yarıdaki yaprakları bırakmıştır (Şekil. 32.43). Araştırıcı daha sonra, eş zamanlı olarak, yapraksız üst yarıyı uzun günlere alt yarıyı kısa günlere maruz bırakınca bitkiler çiçeklenmişlerdir. Ondan sonra, alt yarıyı uzun günlere yapraksız üst yarıyı ise kısa günlere maruz bırakarak işlemi tersine çevirince, bitkiler çiçeklenmemişlerdir. Araştırıcı, gün uzunluğunun çiçek tomurcukları üzerinde doğrudan etki yaratmadığını, bunun yerine, yapraklarda, tomurcuklara taşınarak çiçeklenmeye neden olan bir hormonun üretilmesini sağladığı sonucuna varmıştır. Bu kuramsal hormona ***florigen*** adı verilmiştir.

Taşınabilen bir uyarının, olasılıkla da bir hormonun varlığına ilişkin ek kanıt *Xanthium* = pıtrak (diğer bir kısa gün bitkisi) ile yapılan aşılama denemelerinden elde edilmiştir (Şekil. 32.44). Eğer bir bitki diğerine aşılanır ve birinci bitki uyarı yaratan bir fotoperyoda (kısa günler/uzun geceler), diğer bitki ise uyarı yaratmayan bir foto-



32.44 Pıtrak bitkileriyle aşılama denemeleri
İki bitki hafif sıkılıkta bir engelle birbirinden ayrılmış; ancak bir aşıyla birbirine tutturulmuştur. Uyarı yaratan bir fotoperyoda (kısa günler) maruz bırakılan bitki çiçeklenmekte ve ondan kısa bir süre sonra diğer bitki çiçeklenmeye başlamaktadır (B).

peryoda (uzun günler/kısa geceler) maruz bırakılırsa, önce kısa günlere maruz bırakılan bitki çiçeklenecek, ondan kısa bir süre sonra ise uzun güne maruz bırakılan bitkiler çiçeklenecektir. İkinci bitki uyarıcı bir fotoperyoda maruz bırakılmamış olsa bile, birinci bitkide oluşan bir uyarı, olasılıkla, aşı ile ikinci bitkiye ulaşmakta ve o bitki çiçeklenmektedir. Uyarı yaratan fotoperyoda maruz bırakılan bitkide, yalnızca tek bir yaprak bırakılsa dahi, aynı sonuçlar elde edilmektedir; tek bir yaprağın, her iki bitkinin de çiçeklenmesini sağlayan bir uyarı oluşturabildiği açıktır.

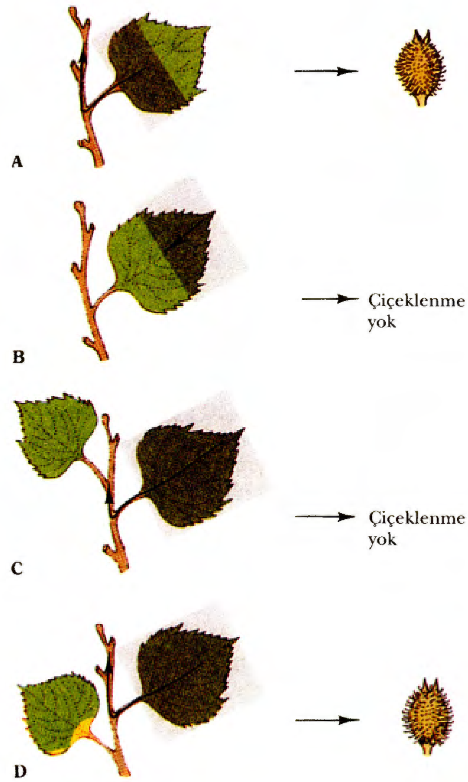
Çiçeklenmeyi uyaran etmenin hem kısa gün hem de uzun gün bitkilerinde benzer olduğu yolunda kanıt vardır: pek çok durumda, eğer bir uzun gün bitkisi ve bir kısa gün bitkisi birlikte aşılanır ve daha sonra kısa güne maruz bırakılırlarsa, her ikisi de çiçeklenecektir. Uyarılmış kısa gün bitkisi tarafından üretilen bazı maddelerin, aşı ile uyarılmamış uzun gün bitkisine taşınarak onun çiçeklenmesini sağladığı açıktır. Uzun gün bitkileri ve nötr bitkiler ya da kısa gün bitkileri ve nötr bitkiler arasında aşılama yapılarak ta her iki bitkinin çiçeklenmesi teşvik edilebilir. Halka çıkarma denemeleri, uyartının flöemde taşındığını göstermektedir.

Bazı bitkilerde durum biraz daha karmaşıktır. Bunlarda uyarı yaratmayan bir fotoperyoda maruz bırakılan yapraklar, aktif biçimde çiçeklenmeyi engellemektedir. Bir *Xanthium* yaprağının iki yanın hafif sıkılıkta bir engel yerleştirilir ve yaprağın kaidesi çiçeklenmeyi uyarıcı bir fotoperyoda, uç kısmı ise çiçeklenmeyi uyarmayan bir fotoperyoda maruz bırakılırsa, en yakındaki tomurcuk çiçek verecektir (Şekil. 32. 45 A). Yaprağın uç kısmı uyarıcı bir fotoperyoda, kaidesi ise uyarı oluşturmayan bir fotoperyoda maruz bırakılarak yukarıdaki denemenin tersi yapılırsa, tomurcuk ya çiçek oluşturmaz ya da çiçeklenme zayıf olur (Şekil 32.45 B); olasılıkla, yaprağın uç kısmında, uyarı yaratan koşullar altında üretilen herhangi bir hormon, uyarılmamış kaideden geçerken parçalanmaktadır. Eğer bir yaprak, uyarıcı bir fotoperyoda maruz bırakılır ve uyarılmış yaprak ile tomurcuk arasında uyarılmamış bir yaprak bulunursa, bu, engelleyici etki gösterebilir (Şekil. 32. 45C-D). *Xanthium* ve diğer türlerde engellenme lokal ve geçirimsiz olabilir, ancak çilekler gibi bazı türlerde, geçirilebilen bir engelleyicinin bulunduğuna ilişkin kanıtlar vardır.

Çiçeklenmenin açıklanmasına ilişkin ve yukarıda belirtilen denemeleren ortaya çıkan en belirgin hipotez flöemde taşınarak çiçek gelişimini uyaran bir hormonun yapraklardaki sentezinin fotoperyot tarafından arttırıldığı şeklindedir. Uyarı oluşturmayan bir fotoperyot, pek çok bitkinin (fakat tümü değil) yapraklarında bu hormonun üretimini durdurmaktadır. Öyleyse, doğal koşullar altında, çiçek oluşumu, mevsimler değiştikçe fotoperyot kritik bir değer aşınca ve yapraklar tarafından hormon üretimi engelleme oluşturan bir eşit değerini aşanca başlamaktadır.

Son yıllarda çok etkili biyokimyasal teknikler bulunmasına karşın, florigenlerin izolasyonunda ortaya çıkan sürekli başarısızlık, hâyâl kırıklığı yaratmaktadır. Bu alanda çalışan bazı biyokimyacılar özgün bir çiçeklenme hormonunun bulanabileceğinden kuşku duymaktadırlar. Diğer pek çok bitki işlevi gibi, çiçeklenmenin de olasılıkta birinci köklerde üretilen iki ya da daha fazla hormonun oranı tarafından kontrol edildiğini düşünülmektedir.

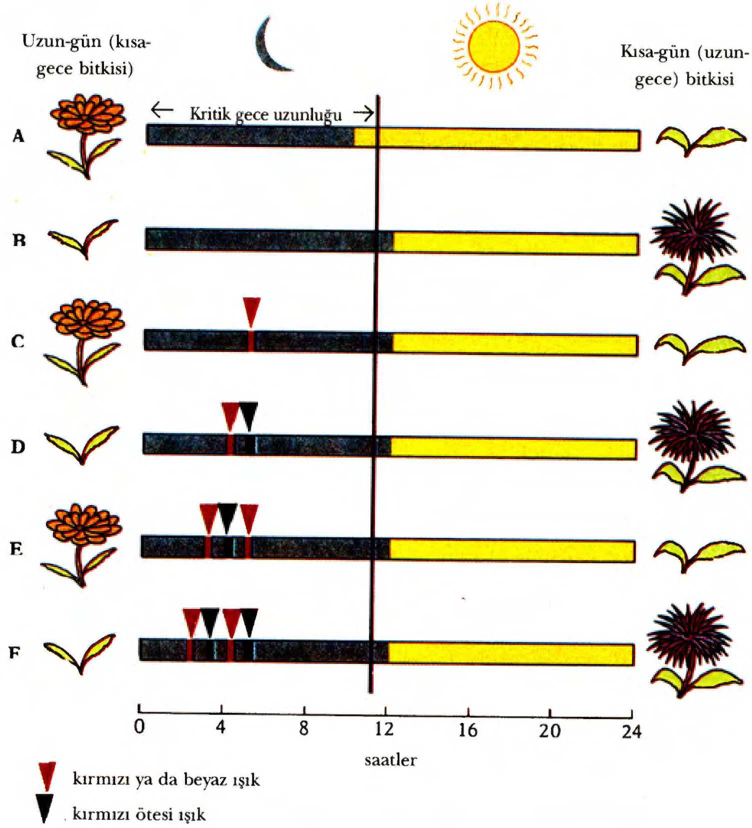
Ne başlatırsa başlatsın, çiçeklenme işlemini gelişimle ilgili karmaşık bir program başlar. Görmüş olduğumuz gibi, çiçeğin yapısı çok karmaşıktır. Ayrıca, çiçeğin rengi ve şekli, açılma zamanı ve kokusu, belirli bir tozlaştırıcı sınıf ile uyum gösterir. Genellikle yumurtanın döllenme yeteneğinde olmadığı dönemlerde polen üretilmez. Öylelikle kendi kendine döllenme şansı azaltılır. Çiçeklenmede orkestrasyonun sıradışı örneklerinden biri woodoo zambağında görülebilir (Şekil. 32.46). Bu bitkinin karmaşık çiçeği macar sineklerini cezbeden kötü bir koku yayar. Bu kokular, salisilik asit hormonunun (aspirin olarak bilinen ve diğer bir bitki hormonu olan asetil salisalik asitin yakın akrabası) tarafında başlatılan ve herbiri yaklaşık iki saat süren, iki farklı, yoğun, ısı üretimi devresinde yayılır. Zambak, ilk koku ve ısıyı öğleden sonra yayar; sinekler içeri girer ve orada tutuklanırlar; kaçmağa çalıştıkça, dişi organlara taşınacak olan polenlere bulaşırlar. İkinci ısı artışı (ilki gibi, çiçeğin normal sıcaklığını 10-20°C artırır) orada geceleyen misafire karşı çiçeğin tepkisizliğini uyarmada ve erkek organlara, sineklere polen bulaştırılmak üzere sinyal gönderilmesinde iş görür. Böylece, sineğin kaçmasına ve poleni diğer zambağa götürmesine izin verilmiş olur.



32.45 Pıtrakta, çiçeklenme üzerinde uzun günlerin engelleyici etkisini gösteren bazı deneyler
(A) Yaprağın üst kısmının ucu sürekli ışıklandırmaya maruz bırakılıp, kısa gün etkisi oluşturmak için kaidesi siyah bir kağıtla örtülünce olasılıkla, yaprağın örtülü kısmında sentezlenen bazı uyarıcı maddelerin, çiçek tomurcuğuna taşınması (siyah ok) sonucu bitki çiçeklenir. (B) Tersi işlem, yani yaprak ucunun kapatılıp kaidenin ışıklandırılması, uyarıcı maddenin, yaprağın ışıklandırılmış kısmından geçerken parçalanması nedeniyle, çiçeklenme oluşturmaz. (C) Bir yaprak kapatılır; ancak gövde de onun üzerindeki bir yaprak ışıklandırılırsa, bitki çiçeklenmez; ışıklandırılmış yaprağın kaidesindeki birşey, uyarı yaratan maddeyi olasılıkla parçalamaktadır. (D) Bununla birlikte, eğer kapatılmış yaprak ışıklandırılmış yaprağın üstüne yerleştirilirse, parçalanma oluşmayabilir ve bitki çiçeklenir.



32.46 Woodoo zambağı
İçteki ayrıntıları göstermek için çiçek kesilerek açılmıştır. Polen, dış taraftaki açıklığın yakınında, beyaz kuşaktan dağıtılmaktadır; odacığın kaidesindeki beyaz çıkıntılar dişi organları oluşturmaktadır.



32.47 Bir dizi ışık rejimine uzun -gün ve kısa gün bitkilerinin tepkileri
Sarı çubuklar günleri, mavi çubuklar ise geceleri göstermektedir. Gece, kritik değerden daha kısa olduğunda uzun-gün (kısa-gece) bitkileri çiçeklenir (A); gece, kritik bir değerden daha uzun olduğunda ise, kısa gün (uzun-gece) bitkileri çiçeklenir (B). Herhangi bir çeşit bitki, karanlık peryodu yoğun bir kırmızı ya da beyaz ışıkla bozulursa, kısa bir geceye maruz bırakılmış gibi aldatılabilir. Eğer kırmızı ya da beyaz ışığı, kırmızı ötesi bir ışık izlerse, ilk ışığın karanlığı bozucu etkisi ortadan kalkar (D). Tam tepki, ışığın son flaş etkisinin rengine bağlıdır (E,F).

FOTOPERYODUN SAPTANMASI

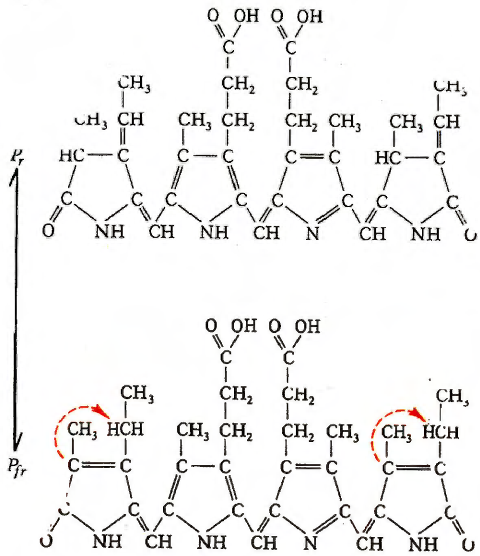
Eğer çiçeklenme uygun fotoperyoda maruz kalınma sonucu gerçekleşiyorsa, şimdi, fotoperyodun ilk yerde nasıl tanımlandığını ve ölçüldüğünü, öğrenmemiz gerekir. Karanlık peryodunun bozulması, bir kısa gün (uzun gece) bitkisinin çiçeklenmesini engelleyip, bir uzun gün (kısa gece) bitkisinin çiçeklenmesini uyardığından, ışığın kendisinin bitki tarafından tanımlanması gerekir. Işığın hangi dalga boyları bu işleme katılmaktadır? Maryland, Beltsville'deki ABD Tarım Bakanlığından H.A. Borthwick, S.B. Hendricks ve arkadaşları konuyla ilgili araştırmalara 1944'te başlamışlardır. Bu araştırıcılar, Biloxi isimli soya fasulyesini farklı dalga boylarındaki ışığa maruz bırakmışlar ve bu kısa gün bitkilerinde kırmızı ışığın (yaklaşık 660 nm dalga boyundaki) çiçeklenmeyi en fazla engellediğini, buna karşılık aynı kırmızı renkli ışığın uzun gün bitkilerinin çiçeklenmesini çok etkili bir şekilde teşvik ettiğini bulmuşlardır. Daha sonra, insan gözünün göremediği kırmızı ötesi ışığın (yaklaşık 730 nm dalga boylu), kırmızı ışığa maruz bırakmanın etkilerini tersine çevirdiği bulunmuştur (Şekil 32.47). Bir kısa gün (uzun-gece) bitkisinin uzun gecesi, parlak bir kırmızı ışıkla bozulduğunda, o bitki çiçek oluşturmaya-

caktır; bununla birlikte, eğer, kırmızı ışığı kısa bir süre sonra kırmızı ötesi bir flaş izlerse, bitki normal olarak çiçeklenir. Herhangi bir sayıda ardışık flaş kullanılabilir; ancak son etki, son flaşın kırmızı mı yoksa kırmızı ötesi mi olduğuna bağlı olacaktır.

Kırmızı ötesi ışığın, kırmızı ya da beyaz ışığın etkisini tersine çevirebildiğinin bulunması, Borthwick ve Hendricks'i ***fitokrom*** adı verilen tek bir reseptör pigmenti ile ilişkili olduğunu ve bu pigmentin biri, kırmızı ışığı (P_r), diğeri ise kırmızı ötesi ışığı (P_{fr}) absorblayan iki formunun bulunduğu sonucuna götürdü. O zamandan beri fitokrom, prostetik grubunun ona pigment özelliği, özellikle de ışığın belirli dalga boylarını absorblama yeteneği kazandırdığı bir protein olarak tanımlanmaktadır (Şekil 32.48). P_r, kırmızı ışığı absorbladığında, süratle P_{fr}'ye dönüştürülür. Bunun aksine, P_{fr} kırmızı ötesi ışığı absorbsladığında, süratle P_r'ye dönüşür. Açık olarak, P_r formu daha kararlı olanıdır; karanlıkta, bazı bitkilerde P_{fr} birkaç saat içinde yeniden P_r'ye dönüşür. Ayrıca P_{fr}, enzimatik olarak P_r'den daha hızlı parçalanır. Bu dönüşümü aşağıdaki şekilde özetleyebiliriz:

$$P_r \underset{\text{kırmızı ötesi}}{\overset{\text{kırmızı ışık}}{\rightleftharpoons}} P_{fr} \quad \text{parçalanması}$$

karanlık dönüşümü   enzimatik parçalanma



32.48 Fitokromun prostetik grubu
Renkli oklar, Pr, Pfr'ye dönüştüğünde ortaya çıkan iki hidrojen atomunun pozisyonundaki değişimi göstermektedir.

Fitokrom, kırmızı ve kırmızı ötesi ışığa eş zamanlı olarak maruz bırakıldığında pigmentin büyük bir bölümü (yaklaşık yüzde 40) P_{fr}'ye dönüşür. Güneş ya da bildiğimiz elektrik ampüllerinin ışığı, hem kırmızı hem de kırmızı ötesi ışığı içerir; buna bağlı olarak, gündüzleri, fitokrom, çoğunlukla P_{fr} olarak mevcuttur. Geceleri ise hem dönüşüm, hem de parçalanma nedeniyle P_{fr} azalır. Böylelikle, P_{fr}-P_r pigmentlerinin birbirine oranı, bitkinin, fotoperyodun uzunluğunu saptayabilmesini sağlar.

Tartışmamızın bu bölümüne bir soru ile başlamıştık; bitki karanlık peryodunu nasıl saptamakta ve ölçmektedir? Biz sorunun birinci kısmını yanıtlamıştık; bitki ışığın varlığına ya da yokluğuna tepki gösteren, duyarlı bir pigmente, yani fitokroma sahiptir. Fakat sorunun çok önemli olan ikinci bölümünün yanıtı nedir? Bunun yanıtı çiçeklenmenin kontrolü için esas olan karanlık peryodunun ölçülmesidir.

En belirgin hipotez, karanlıkta P_{fr}'nin P_r'ye metabolik dönüşümünün çok yavaş ilerlediği şeklindedir. Böylelikle iki ışık peryodu arasında ortaya çıkan dönüşüm miktarı, aradaki karanlık peryodunun uzunluğunun ölçülmesini sağlamaktadır. Başka bir deyişle, sistem bir kum saati gibi çalışabilecektir. Işık, pigmentin çoğunu P_{fr}'ye dönüştürecektir. Daha sonra, bunu izleyen karanlık peryodu sırasında, bunu izleyen ışık peryodundan önce, P_r'ye dönüştürülmüş Pfr'nin miktarı, bitkiye, karanlık pedyodunun ne kadar sürmüş olduğunu bildirecektir. Ne yazık ki, kanıtlar bu hipotezin karşısındadır. Dönüşümün hızı, önemli ölçüde sıcaklığa bağımlı ise de, bitkinin zaman ölçümü, sıcaklıktan önemli bir şekilde etkilenmez. Ayrıca, P_{fr}'nin süre ölçmeye baz alınamayacak kadar hızlı bir şekilde azaldığı ortaya çıkmaktadır.

Bitkinin karanlık peryodun uzunluğunu ölçtüğü mekanizma, açık olarak, kalıcı ve düzenli ritimleri kapsayan -şu an tüm canlı hücrelerde ortaya çıktığına inanılan- bir olaya bağlıdır. Bu ritimlerin içsel zaman ölçen bazı sistemlere ya da "içsel saat"lere bağlı olmaları

gerekir. Modern araştırmaların heyecan verici bir konusu olan biyolojik saatin ölçülmesi, bir sonraki bölümde daha uzun tartışılacaktır. Şimdilik sadece şunu söyleyelim: fitokrom, bitkiye aydınlıktamı, yoksa karanlıktamı olduğunu algılayabilmesini sağlar; ancak bitkinin bir karanlık dönemi algıladığı an ile ondan sonraki aydınlık dönemi algıladığı an arasındaki saat dilimlerinin doğru olarak ölçülmesini içsel bir saat sağlıyor olabilir.

Fitokrom ve içsel-saat mekanizması birlikte, bitkiye, çiçeklenme için uygun fotoperyodu gösterdikten sonra, bitkiler, ışığa, fitokroma ve gece uzunluğuna daha uzun süre bağımlı kalmaksızın işlemleri başlatırlar. Bu tepki, çiçeklenmenin tam olarak gerçekleşmesi için gerekli hormon üretimini ve hormona duyarlılığı değiştiren yapraklarda başlar.

Fitokrom molekülleri, çiçeklenme ile ilgili olanların yanı sıra, hücredeki çeşitli aktiviteleri etkiler. Örneğin, bazı tip tohumların çimlenmesi fitokrom tarafından algılanan kırmızı ışığa maruz bırakılmayı gerektirir. Giberellinlerin kontrol ettiği hücre uzaması, yeni yaprakların genişlemesi, ilkbaharda dormansinin kırılması ve hücrelerde plastitlerin oluşumu da bu pigmentlerle ilgilidir.

Son kanıtlar, doğal koşullar altında büyüyen bitkilerde, fitokromların ana işlevlerinden birinin rekabet ve gölgelemenin büyüklüğünün tanımlanması ile ilgili olduğunu göstermektedir. Yapraklar 700 nm'in altındaki dalga boylarını absorblama ya da yansıtma ve 700-800 nm (kırmızı ötesi) arasındaki dalga boylarını geçirme eğiliminde olduklarından, bir yaprağa ulaşan güneş ışığındaki kırmızı ışığın, kırmızı ötesi ışığa oranı, diğer yapraklar tarafından yapılan gölgelemenin miktarının bir göstergesidir; esas olarak, bitişikteki bitkilerden yansıtılmış olarak gövdeye ulaşan oran, bitişikteki rekabetin ölçümünü sağlar. Bu önemli bir bilgidir: bir bitki için yeni yaprakları diğer yaprakların gölgesinde (hatta bazen mevcut birinin varlığının sürdürülmesi) büyütmek ya da komşu bitkilere doğru yeni dalları uzatmak için ya da böceklerle tozlaşan bir bitkinin, böceklerin göremiyeceği çiçekler oluşturmaları için, doğrudan güneş ışığına gereksinim göstermesi savurganlık olacaktır. Bitkiler, gerçekten, normal gövde uzamasını, dallanma miktarını, yapraklarda pigment oluşumunu ve çiçekleme özelliklerini değiştirerek, gölge yapan bitkilere ve komşu bitkilere tepki gösterirler.

ÇALIŞMA SORULARI

1. Ilıman kuşak habitatlarında, kısa gün, uzun gün ve nötr günde çiçeklenmenin avantajları neler olabilir? (Karahindiba ile ilgili olarak, bunların son zamanlarda nispeten eşeysiz üremeye geçmelerinin tozlaştırıcıları gündemden çıkardığını unutmayınız.) (s. 932-35).
2. Karanlıkta büyüyen bitkiler neden "uzun boylu" olurlar? Bu olayı hormonal mekanizmalar ve evrimsel açıdan yorumlayınız (PP.928-30).
3. Afitlerin bir güle saldırmasını tetikleyenlerden birisi, çok az olgunlaşmış çiçek tomurcuklarında sepallerin yapraklara dönüşmek üzere genişlemesi ve farklılaşmasıdır (Tomurcuğun kendisi asla olgunlaşmaz). Bu gözlem, olası bir çiçeklenme hormonu hakkında bildiklerinizle nasıl uygunluk göstermektedir? (s. 35-38).

4. Birçok türde, mekaniksel temasa maruz kalmış olan fideler (aşırı yağmur, rüzgâr ya da bahçıvanların düzenli olarak dokunmaları) eşit miktarda su ve ışık alan; ancak dokunulmamış fidelerin yaklaşık yarı hızında büyürler.

BÖLÜM İLE İLGİLİ KAVRAMLAR

- Hayvan gelişmesi ile karşılaştırıldığında, bitki gelişmesinin tüm özellikleri
- Tohumlar
  - Anatomi
  - Tohum çimlenme özellikleri
- Tohum büyümesi ve gelişimi
  - Büyümenin anatomisi ve özelliği
  - Bitkilerde hücre çeperi uzamasının mekanizmaları
- Gövdeler
  - Anatomi
  - Alternatif dallanma ve çiçeklenme stratejileri
- Organlar: özellik oluşumunda homeotik genlerin rolü
- Öksin (indolasetik asit) etkisinin rolü ve mekanizması
  - Fototropik büyüme
  - Gravitropik büyüme
  - Yanal tomurcukların kontrolü
  - Absisyonun kontrolü
- Giberellik asit etkisinin rolü ve mekanizması
- Sitokinin etkisinin rolü ve mekanizması
- Absisik asit etkisinin rolü ve mekanizması
- Etilen etkisinin rolü ve mekanizması
- Çiçeklenmenin zamanlanması ve başlatılması
  - Uzun gece stratejisine karşı kısa gece stratejisi
  - Çiçeklenme mevsiminin nedenleri
  - Alternatif zamanlamaların maliyetleri ve yararları
  - Gece uzunluğunu ölçme mekanizması: fitokromun rolü
- Bir çiçeklenme hormonuna ilişkin kanıtlar

ÖNERİLEN KAYNAKLAR

ALBERSHEIM, P., 1975. The walls of growing plant cells, *Scientific American* 232 (4). (Offprint 1320) *Some insights into the special properties of cell walls, derived from study of the arrangements of the various polysaccharides they contain.*

ALBERSHEIM, P., and A. G. DARVILL, 1985. Oligosaccharins, *Scientific American* 253 (3). *On a newly discovered plant hormone.*

EVANS, M. L., R. MOORE, and K.-H. HASENSTEIN, 1986. How roots respond to gravity, *Scientific American* 255 (6).

GALSTON, A. W., P. J. DAVIES, and R. L. SATTER, 1980. *The Life of the Green Plant.* Prentice-Hall, Englewood Cliffs, N.J. *A brief elementary text.*

MOSES, P. B., and N.-H. CHUA, 1988. Light switches for plant genes, *Scientific American* 258 (4).

VAN OVERBEEK, J., 1968. The control of plant growth, *Scientific American* 219 (1). (Offprint 1111)

Bölüm **33**

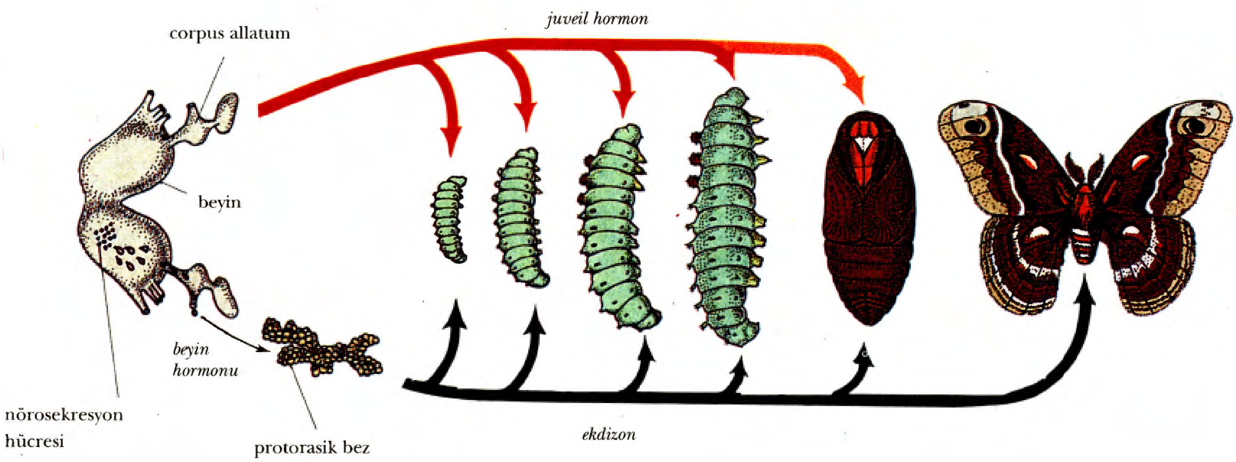
HAYVANLARDA KİMYASAL KONTROL



itki hormonları, genellikle bitkinin aktif olarak büyüyen bölümleri tarafından üretilirler ve herbiri etkisini, dokularda büyümenin, gelişmenin ya da her ikisinin kontrolünü sağlayarak gerçekleştirir. Aynı hormon, etkisini farklı bitki dokularında farklı şekilde gösterebilir. Genellikle hayvansal hormonlarda durum, bu özelliklere ters düşer. Hayvansal hormonlar, özelleşmiş organlar tarafından sentezlenir ve kan dolaşımıyla taşınarak özgül hedef dokulara bağlanırlar. Hayvansal hormonlar, büyüme ve gelişmeye yardım etmelerinin yanı sıra, metabolizmanın düzenlenmesinde ve homeostazisin devamında da rol oynarlar. İleride de göreceğimiz gibi, hayvansal hormonları üreten endokrin dokular, sinir sistemiyle ilişki içindedirler. Bunlar arasındaki evrimsel ilişki, 35. Bölümde tekrar ele alınmayı gerektirecek kadar önemlidir.

OMURGASIZLARDAKİ HORMONLAR

Omurgasız hayvanlardaki hormonlara ilgi son yıllarda artmıştır. Hormonal düzenleme, halkalısolucanları, derisidikenlileri, yumuşakçaları ve ekinodermleri içeren çeşitli omurgasızlarda bulunmuştur. Hormonal kontrolün hem bitkilerde hem de hayvanlarda bulunan genel bir işleyiş tarzı olması büyük bir olasılıktır ve hormonal kontrolün yer aldığı gösterilen hayvanların listesi ileride daha da uzayacaktır. Ancak, omurgasızlardaki bilgilerimiz oldukça eksiktir. Eklembacaklılar, özellikle de böcekler, çok geniş olarak çalışılmıştır; ancak böcek-



33.1 İpekböceğinde *(Hyalophora cecropia)* juvenil hormon, beyin hormonu ve kılıf değiştirici hormon (ekdizon) arasındaki etkileşim.
Eğer böcek kılıf değiştirirken çok miktarda JH mevcutsa, başka bir larva aşamasına geçer. Eğer JH düzeyi düşükse, larva pupa aşamasına geçemez. Eğer hiç JH yoksa pupa erginleşir. Üçüncü bir madde, eclosion hormonu (gösterilmemiştir), pupanın kutikülünün düşmesi için gereklidir.

lerde bile, büyüme ve gelişme ile ilgili hormonlar hakkındaki bilgilerimiz sınırlıdır.

Böceklerde büyüme hormonları ile ilgili olarak yapılan çalışmaların büyük çoğunluğu 1930'larda İngiltere'de böceklerde metomorfozu çalışan V.B Wigglesworth tarafından yapıldı. 13. Bölümde gördüğümüz gibi, böcekler, omurgalılardan çok farklı bir büyüme modeli gösterirler. Bunlar, vücut büyüklüğünü sınırlayan bir dış iskelet ile çevrelenmiştir. Böceklerin dokuları, dış iskeletin iç yüzeyine belirgin bir basınç uygulayıncaya kadar büyür; daha fazla büyüme, dış iskelet atılıncaya kadar mümkün olmaz. Wigglesworth, bu periyodik kılıf oluşturma mekanizması ile ilgilenmiştir.

Wigglesworth'un deneylerinin büyük çoğunluğu, ***Rhodnius*** olarak adlandırılan ve Güney Amerika'da yaşayan bir tahtakurusu üzerinde yapılmıştır. Bu tahtakurusu, bir yetişkin haline gelmeden önce, beş tane gelişme ya da nimf evresi geçirir. Her nimf evresinde kan sağlamak zorundadır ve bu kan abdomen bölgesine giderek burayı gerer. Wigglesworth'un gösterdiği gibi, bu dolgunluk, kan emmeyi izleyen belirli bir sürenin sonunda deri değiştirilmesine neden olan hormonların salgılanmasını uyarır.

Normalde, son deri değişimi (beşinci nimf aşamasından ergenliğe kadar), kan emdikten yaklaşık 28 gün sonra gerçekleşir. Wigglesworth, ***Rhodnius***'un, kan emmeyi izleyen birkaç gün içinde başının kopartılması durumunda (dekapitasyon), yaşamını birkaç ay devam ettirmesine karşın, deri değiştiremediği göstermiştir. Dekapitasyon kan emmeyi izleyen sekiz günden sonra yapılırsa deri değiştirmeyi etkilemez ve başı olmayan bir ergin oluşur. Bunun da ötesinde, eğer kan emdikten sekiz gün sonra başı kopartılan bir böceğin dolaşım sistemi, kan emdikten hemen sonra dekapite edilen bir başkasına bağlanırsa her iki böcek de deri değiştirerek erginleşirler. Bu da açıkça gösteriyor ki, bir uyarı bir böcekten diğerine kan yoluyla geçiyor ve kılıf değiştirmeyi başlatıyor. Bu uyarı bir hormon olmalıdır ve bunun baş tarafından salgılanması kan emdikten yaklaşık sekiz gün sonra başlamaktadır.

Bir polipeptit olan bu ***beyin hormonu***nun, protoraksta (vücudun, başın hemen arkasında yer alan ve ilk bacak çiftinin bağlı olduğu bölgesi) bulunan salgı bezlerini uyardığı ortaya çıkartılmıştır. Protorasik salgı bezleri de, ***ekdizon*** adlı ikinci bir hormon salgılarlar ki bu da deri değişimini uyarır (Şekil 33.1). Yağda çözünebilir bir steroyit

hormon olan ekdizon, çeşitli hücrelerdeki genleri etkileyerek hücrelerin büyümesini ve çoğalmasını uyarır.

Wigglesworth, deri değişiminin yetişkin bir birey oluşumuyla ya da gelişimin tamamlanmadığı bir başka basamakla sonuçlanmasını belirleyen faktörleri merak etmiştir. Bu, sinek, kınkanatlı ve güve gibi tam bir metamorfoz geçirerek larva halinden ergin forma-kurtçuktan sineğe ya da kınkanatlıya ya da tırtıldan güveye-geçerek radikal değişimler gösteren böcekler için özellikle önemli bir konudur. Wigglesworth, üçüncü bir hormonun olaya karıştığını buldu. ***Juvenil hormon*** ya da JH olarak adlandırılan bu hormon, beynin hemen arkasında yer alan ve onunla çok yakın ilişki içinde olan bir çift salgı bezi (corpora allata) tarafından üretilir. Deri değişimi sırasında JH eğer yüksek derişimlerde bulunuyorsa, deri değişimini bir diğer olgunlaşmamış basamak izler. Pup basamağı-sineklerde ve güvelerde son larval dönem ile erişkin dönem arasındaki devre- JH'nın düşük derişimleri sonucunda ortaya çıkar. Pupda bu hormon yoktur ve deri değiştirdiğinde bir erişkinle sonuçlanır (metamorfozda pup kutikulundan başarıyla sıyrılma davranışı için ***eclosion hormonu***nda kısa ve ani bir artış gereklidir). Korpora allatanın, böceklerin birinci ya da ikinci larva evresinde vücuttan uzaklaştırılması, bir sonraki deri değiştirmede puplaşmayla sonuçlanır. Bunu, cüce yetişkin bir bireyle sonuçlanan bir deri değiştirme izler. Bunun aksine, son deri değiştirme evresine girmek üzere olan böceklere aktif bir korpora allatanın implantasyonu, yetişkin bir birey oluşumu yerine bir diğer olgunlaşmamış evreyle sonuçlanır; bu yolla böceklerin gelişim süreçlerine birkaç ekstra olgunlaşmamış büyüme basamağı eklenebilir. Bunları, pupasyon ve JH en sonunda tamamen uzaklaştırıldığında, alışılmadık büyüklükte bir erişkinle sonuçlanan bir kılıf değiştirme izler. Bazı ağaçlar, özellikle Kuzey Amerika pelesenk ağacı ve köknar, yapay JH sentezleyerek kendilerini böceklere karşı korurlar. Sonuç olarak bu tür ağaçlar üzerinde beslenmeye teşebbüs eden birçok böcek, yumurta bırakabilecek erginler oluşturamazlar. Diğer bazı bitkiler, ekdizon benzeri kimyasallar üretirler. Bu maddeler, pupasyonun zamanından önce başlamasına yol açarlar ve hormonal dengesizlik nedeniyle böcek anormal olarak gelişir ve ölür.

Larvadan erişkin bireye geçişte hormonların neden olduğu morfolojik değişiklikler birçok böcekte önemli davranış değişikliklerine yol açar. Örneğin erişkin bir güve, uçabilir ve yürüyebilir, sıvı besinler içebilirken, tırtıl evresinde daha farklı şekilde hareket eder ve katı besinler ile beslenir. Hormonlar, bu tür birçok davranış değişikliğinin başlamasından sorumludurlar. Örneğin erkek bir sivrisineğin seminal sıvısında bulunan bir hormon, dişinin eşeysel davranışların durmasına ve dişinin döllenmiş yumurtalarını bırakmasına yol açar.

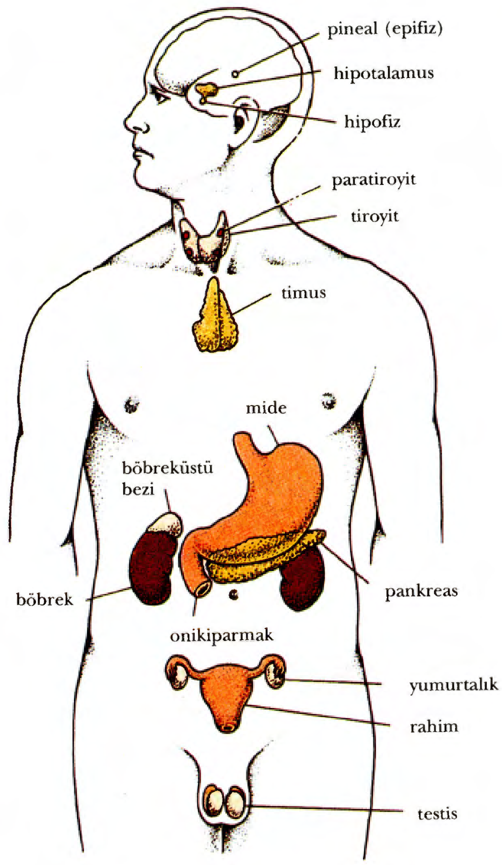
Bitkisel hormonlar gibi, birçok böcek hormonu da bir organizmanın yaşamının farklı evrelerinde farklı işlevlere sahiptir. Örneğin, pupdan erişkin bireye geçiş, juvenil hormonun miktarı azaldığında başladığı halde, genellikle başkalaşım tamamlandıktan sonra JH salgılanması yeniden başlar. Bunun nedeni, birçok türe ait dişilerin yumurtalarında besin depo edilebilmesi ve erkek bireylerin olgun sperm üretebilmeleri için yüksek derişimde JH'ya gereksinim olmasıdır.

OMURGALILARDAKİ HORMONLAR

Hormon üreten ve salgılayan dokular, ***endokrin*** dokular olarak tanımlanır. "Endokrin terimi"- Yunanca'da "içinde" anlamındaki ***endon*** ve "salgılama" anlamındaki ***krinein***den gelir- hormonların, hiçbir özel

kanal ya da tüp olmaksızın, doğrudan endokrin dokuları besleyen kılcal damarlardaki kana iletildiği anlamına gelir. Gerçekten de, endokrin bezler, sık sık kanalsız bezler olarak tanımlanır. Birçok omurgalı hormonu, plazma proteinlerine gevşek olarak bağlanır ve kanda bağlı durumda taşınır.

Memelilerdeki hormonlar, diğer bazı grupların birçoğundan daha iyi anlaşılmış olduğundan, biz de bu bölümde memelilerin, özellikle de insanın hormonları üzerinde duracağız (Şekil 33.2; Tablo 33.1).



33.2 İnsandaki belli başlı endokrin organlar

SİNDİRİMİN HORMONAL KONTROLÜ

İlk bakışta, sindirim, duyarlı bir kontrol sistemi gerektirmeyecek kadar basit görünür: Besin ağızdan girer, mideye ve onikiparmağa iletilir ve yol üzerindeki enzimler tarafından sindirilir. Sindirim, aslında karmaşık bir işlemdir ve bir dizi sinirsel ve hormonal mekanizma tarafından duyarlı bir biçimde kontrol edilir.

Sindirimin anlaşılmasına yönelik en önemli adım, ünlü Rus fizyoloğu Ivan Pavlov'un (1849-1936), günümüzde artık klasikleşmiş olan bir dizi deneyi sayesinde atılmıştır. Bunlar hem tükrük hem de mide salgısının ilk fazının (mide tarafından mide sıvısının salgılanması) sinirsel kontrol altında olduğunu ve mide salgı aktivitesinin ilk aşamasının besinler mideye ulaşmadan önce (hayvan besini ağzına aldığı hatta sadece gördüğü ya da kokladığı zaman) başladığını göstermiştir. Mide salgı aktivitesinin ikinci aşamasında, midedeki kısmen sindirilmiş besinler, bir şekilde daha fazla mide sıvısının salgılanmasına yol açar. Povlov daha sonra sadece besinlerin midedeki fiziksel varlığının, ikinci salgı aktivitesinin artması için yeterli olup olmadığı sorusunu sormuştur.

Povlov, köpeğin besini hissetmesini önleyerek, doğrudan midesine bir parça et koyduğunda, mide sıvısının salgılanmadığını gözlemiştir. Ayrıca cam bir çubukla ya da mekanik olarak mide duvarının uyarılması da çok az bir salgı yapımıyla sonuçlanmıştır. Ancak mide içine kısmen sindirilmiş bir et parçası konursa, salgı aniden başlamıştır. Görünüşe göre kısmen sindirilmiş etten salgılanan birtakım maddeler, salgılamayı başlatmaktadır. Povlov, normal koşullarda sinirsel kontrol altında olan mide salgı aktivitesinin ilk evresi süresince gerçekleşen kısmi sindirimin, midenin salgı aktivitesinin ikinci evresinin başlamasını sağlayan bazı maddelerin salgılanmasına yol açtığı ve böylece sinirsel uyarım bittikten sonra da midede sindirimin devam edebildiği sonucuna varmıştır.

Kısmen sindirilmiş etten kaynaklanan maddeler nasıl oluyor da mide sıvısının salınımını uyarıyor? Bu konudaki akla ilk gelen olasılık, bunların mide bezlerini doğrudan uyarıyor olmasıdır. Ancak, Povlov'un mideyi ameliyatla iki bölüme ayırıp bir bölümdeki kısmen sindirilmiş etin, midenin her iki bölümünde de mide salgısını uyardığını göstermesiyle bu olasılık çürütülmüştür. Dolayısıyla, etten kaynaklanan maddelerle salgı bezlerinin doğrudan teması, salgıyı başlatmak için gerekli değildir. Mide, sinirsel kontrolden izole edilerek mide salgısının sinir sistemi tarafından etkilenme olasılığı da çürütülmüştür. Belki de kısmen sindirilmiş etten açığa çıkan maddeler, kana absorbe edilerek mide bezlerine taşınmaktadırlar. Fakat bu olasılık da çürütüldü. Çünkü et maddeleri doğrudan kana enjekte edilince nispeten az bir salgı cevabına yol açtılar ve midede bunlar ya hiç absorbe edilmediler ya da çok az absorpsiyon oldu.

Geriye, en azından bir diğer ümit verici olasılık kalmaktadır. Bel-

TABLO 33.1 *Önemli memeli hormonları*

Kaynak	*Hormon*	*Belli başlı etkileri*
Midenin pilorik mukozası	Gastrin	Mide sıvısının ve pankreatik enzimlerin salgılanmasını uyarır; bağırsak hareketlerini arttırır.
Duodenum (onikiparmak) mukozası	Sekretin	Pankreatik enzimlerin akışını uyarır
	Kolesistokinin	Safra kesesinden safranın salgılanmasını uyarır; besinlerin mideden çıkışını inhibe eder
	Somatostatin	Gastrinin ve sekretinin etkilerini önleyerek ve kolesistokininin ve gastrinin sagılanmasını azaltarak sindirimi inhibe eder
Pankreas	İnsulin	Glikojen yapımını ve depolanmasını, glukoz oksidasyonunu, protein ve yağ sentezini uyarır; yeni glukoz yapımını inhibe eder
	Glukogan	Glikojenin glukoza dönüşümünü uyarır
Adrenal medulla	Adrenalin	Kan glukoz düzeyinin yükselmesini ve diğer döğüş ya da kaç tepkilerini uyarır
	Noradrenalin	Adrenalinin yol açtıklarına benzer tepkileri uyarır
Adrenal korteks	Glukokortikoyitler (kortikosteron, kortizol, kortizon, vb.)	Protein ve yağlardan karbonhidrat yapımını uyarırlar ve böylece normal kan şekeri düzeyinin korunmasına yardımcı olurlar
	Mineralokortikoyitler (aldosteron, deoksikortikosteron, vb.)	Böbrek tübüllerini, daha fazla sodyum, klor ve su, daha az potasyum geri emmek üzere uyarırlar
	Kortikal eşey hormonları	Özellikle erkeklerde ikincil eşey karakterlerinin gelişmesini uyarırlar
Kalp	Atriyal natriüretik faktör	Kan hacmini / basıncını azaltır
Tiroyit	Tiroksin, triiyodotironin (birlikte TH olarak adlandırılırlar)	Oksidatif metabolizmayı uyarırlar; büyüme ve gelişmenin düzenlenmesine yardımcı olurlar
	Kalsitonin	Kanda kalsiyumun aşırı yükselmesini önler
Paratiroyitler	Paratiroyit hormon (PTH)	Kalsiyum-fosfat dengesini düzenler
Timus	Timozin	Lenfoyit dokularda immunolojik güçlenmeyi uyarır
Hipotalamus	Salgılatıcı hormonlar	Ön hipofizden hormon salgılanmasını düzenler

ki'de etin parçalanma ürünleri kana bir hormonun salgılanmasını başlatmakta, bu da mide bezlerini salgı yapmak üzere uyarmaktadır. 1905'de J.S. Edkins, Londra'daki St. Bartholomew Hastanesi'nde mide duvarının pilorik bölgesinden (midenin ince bağırsağa açıldığı bölge) elde edilen dokuyu et parçası ile karıştırıp enjekte ettiğinde bu özütün mide salgı aktivitesini arttırdığını göstermiştir. Edkins, et maddelerinin midenin pilorik mukozasını bir hormon salgılamak üzere uyardığı sonucuna varmış ve bu hormona ***gastrin*** adını vermiştir. Edkins, gastrinin kan yoluyla mide bezlerine taşındığına ve bunları salgı yapmak üzere uyardığına inanmaktaydı. Daha sonra yapılan çok sayıda deney, bu sonuçları desteklemiştir. Örneğin iki köpeğin dolaşım sistemleri birbirine bağlandığında ve köpeklerden birisinin midesine kısmen sindirilmiş besinler yerleştirildiğinde her iki köpeğin de mide salgısının arttığı gözlenmiştir. Muhtemelen, bir köpekte salgılanan gastrin, kan yoluyla diğer köpeğe taşınmış ve onun mide bezlerini uyarmıştır.

1902 yılında, Londra'daki College Üniversitesi'nden W.M.Bayliss

TABLO 33.1 *Önemli memeli hormonları (devam)*

Kaynak	*Hormon*	*Belli başlı etkileri*
Arka hipofiz (hipotalamus hormonlarının deposu)	Oksitosin	Uterus kaslarının kasılmasını uyarır; meme bezlerinden sütün serbestleşmesini uyarır
	Vazopressin	Böbreklerde suyun geri emilmesini arttırır; kan damarlarının (ve diğer düz kasların) kasılmasını uyarır
Ön hipofiz	Büyüme hormonu (GH ya da STH)	Büyümeyi uyarır; protein sentezini ve yağların hidrolizini uyarır; kan şekeri derişimini yükseltir
	Prolaktin (PRL)	Meme bezlerinden süt salgılanmasını uyarır; üremenin ozmotik düzenlemenin, büyümenin ve metabolizmanın kontrolüne katkıda bulunur
	Melanofor uyarıcı hormon (MSH)	Muhtemelen tuz ve su dengesinin düzenlenmesine yardım eder; bazı davranış tiplerini etkiliyor olabilir; ektotermlerde deri pigmentasyonunu kontrol eder
	Tirotropik hormon (TSH)	Tiroyiti uyarır
	Adrenokortikotropik hormon (ACTH)	Adrenal korteksi uyarır
	Follikül uyarıcı hormon (FSH)	Ovaryumda folliküllerin, testislerde seminifer tübüllerin büyümesini uyarır
	Luteinize edici hormon (LH)	Ovulasyonu başlatır; folliküllerin korpora luteaya dönüşmesini uyarır; ovaryumlardan ve testislerden eşey hormonlarının salgılanmasını uyarır
Epifiz	Melatonin	Ön hipofizde gonadotropinlerin üretimine yardımcı olur. Bunu, muhtemelen, hipotalamustaki salgılatıcı merkezleri uyarmak yoluyla başarır
Testisler	Testosteron	Erkekte yardımcı üreme yapılarının, ikincil eşey özelliklerinin ve davranışın gelişmesini ve korunmasını uyarır; spermatogenezi uyarır
Ovaryumlar	Estrojen	Dişide yardımcı üreme yapılarının, ikincil eşey özelliklerinin ve davranışın gelişmesini ve korunmasını uyarır; uterus duvarının büyümesini uyarır
	Progesteron	Uterusu embriyo implantasyonuna hazırlar ve gebeliğin sürmesine yardım eder

ve E.H. Starling, pankreas enzimlerinin salgılanmasının, ***sekretin*** adlı bir hormonun kontrolü altında olduğunu ve bunun, mideden gelen besinin asitlik derecesine göre uyarılan doudenum mukozasındaki hücreler tarafından salgılandığını göstermişlerdir. Bir başka hormon, ***kolesistokinin,*** asitlerin ve yağların uyarması sonucunda duodenumdan salgılanır ve safra kesesinden safranın serbestleşmesini başlatır. Kolesistokinin aynı zamanda sinir sistemini de etkileyerek ağır bir yemekten sonra hissettiğimiz uyku haline yol açar. **Somatostatin** hormonu ise, gastrinin, sekretinin ve kolesistokininin etkilerine zıt etkiler göstererek sindirimin düzenlenmesine yardımcı olur.



33.3. Bir Langerhans adacığının çizimi
Pankreasın bir adacığındaki endokrin hücreler, bunları çevreleyen ve işlevleri sindirim enzimlerini salgılamak olan hücrelerden açıkca ayırdedilebilirler. Adacık hücreleri; pankreas kütlesinin yaklaşık %1'ini oluştururlar. α adacık hücreleri glukagon hormonunu, β adacık hücreleri insulin hormonunu salgılar. Adacıklardaki diğer iki küçük hücre sınıfından biri pankreatik enzimlerinin salgılanmasını arttırır, diğeri inhibe eder. Pankreasta, herbiri yaklaşık 3000 hücre içeren bir milyon kadar adacık bulunur.

BİR ENDOKRİN ORGAN OLARAK PANKREAS

İdrarla fazla miktarda şekerin atıldığı bir hastalık olan diyabetes mellitus, populasyonun %3.5'ini etkilemektedir. İki esas tipi vardır (Tablo 33.2); fakat çok yakın bir zamana kadar daha yaygın olan Tip II, ayrı bir hastalık olarak tanımlanmamıştı. Her iki tip de büyük ölçüde kalıtsal gibi görünmektedir.

Diyabet yüzyıllardır bilinmektedir. Fakat nedenleri ancak 19.yy'ın son yarısında anlaşılmaya başlanmıştır. 1889'da sindirim enzimlerinin üretiminde pankreasın rolünü inceleyen Johann von Mering ve Oscar Minkowski adındaki iki Alman doktor, bir köpeğin pankreasını ameliyatla çıkarttılar. Kısa süre sonra köpeğin idrarının alışılmamış sayıda karıncayı cezbettiğini farkettiler. Yapılan analizler, idrarın fazla miktarda şeker içerdiğini gösterdi. Ayrıca köpek bir süre sonra şaşırtıcı bir şekilde, diyabetli insanlarda görülen belirtileri göstermeye başladı. Von Mering ve Minkowski, başka köpeklerden de pankreası uzaklaştırdılar ve bunlarda da aynı şekilde diyabet oluştu. Pankreas kanalının tahrip edildiği ve sonuçta hastalığın oluşmadığı deneyler açıkça göstermiştir ki, deneysel olarak oluşturulan diyabet, pankreatik sindirim enzimleriyle ilişkili değildir. Yadsınamaz bir başka sonuç da, pankreasın sindirimden başka vücut işlevlerinde de rol oynadığıdır.

Artan kanıtlar, yokluğu diyabetin oluşmasına neden olan bir maddenin pankreas tarafından salgılandığına işaret etmekteyse de, bunu kanıtlamak mümkün olmadı. Diyabetli köpekleri pankreas parçalarıyla beslemek de bir etki yapmadı. Eğer pankreas, bir kontrol edici kimyasal -bir hormon- içeriyorsa, bu, sindirim enzimlerince tahrip edilmişti. Çok sayıda araştırıcının tekrar tekrar yaptığı deneylerde pankreastan elde edilen bir özütün enjeksiyonunun diyabet belirtilerini değiştireceği beklenmiş; fakat bu gözlenmemiştir. Görünen oydu ki, pankreas dokusunun özüt elde etmek üzere öğütülmesi, hormonun pankreatik sindirim enzimleriyle karışmasına ve tahrip olmasına yol açmıştı. Bu nasıl önlenebilirdi?

Pankreasın, birbirinden bağımsız olarak işlev gördüğü düşünülen çeşitli hücre tiplerinden oluşan bileşik bir organ olduğu biliniyordu. Bu hücrelerden bir kısmı, sindirim enzimlerinin yapımı ve salgılanmasıyla ilgili hücrelerken, oldukça farklı başka bir hücre grubu, Langerhans adacıkları ya da basitçe ***adacık hücreleri*** olarak adlandırılır (Şekil 33.3). Muhtemelen bunca insanın aradığı hormon, adacık hücreleri (özellikle β adacık hücreleri) tarafından sentezlenmekteydi. Bu hipotezi destekleyen ve bu hormonun izole edilmesi yolunu açan kritik deneyde pankreas kanalı bağlandı ve sonuçta, pankreasın büyük bölümünün atrofiye uğradığı; fakat diyabetin oluşmadığı gözlendi. Bu pankreasın incelenmesi, enzim üreten bölümünün at-

TABLO 33.2 *Diyabet tipleri*

Tip I (Juvenil diyabeti) *Sıklığı*-Populasyonun % 0,7'si	*Nedeni*	Adacık hücrelerinin, muhtemelen T hücreleri tarafından otoimmün tahribi nedeniyle, insülin salgılayamamaları
Tip I (Erişkin diyabeti) *Sıklığı*-Populasyonun % 3'ü	*Nedeni*	İnsülin yapımının normal olmasına karşın, hormonun ya karaciğer tarafından ortadan kaldırılması ya da hedef hücreleri etkileyememesi

rofiye uğrarken, adacıkların temelde değişmediğini ortaya çıkardı. Yokluğu diyabete yol açan hormon, pankreasın bu bölümünden geliyor olmalıydı.

İnsulin hormonu, en sonunda 1922'de F.G. Banting ve C.H. Best tarafından, Toronto Üniversitesinde izole edildi. Bu araştırıcılar, bir grup köpekte pankreas kanalını düğümlediler, enzim üreten doku atrofiye oluncaya kadar beklediler, dejenere olan pankreası çıkartıp dondurdular ve bunu izotonik bir ortam içinde parçaladılar (dondurma, geride kalmış olabilecek sindirim enzimlerinin aktivite göstermesini önler), çözeltiyi süzdüler ve süzüntüyü, deneysel olarak diyabet oluşturulan köpeklere hızla enjekte ettiler. Köpekler belirgin bir iyileşme gösterdiler. Banting ve Best, embriyonik hayvanların pankreaslarından hazırladıkları özütlerle de iyi sonuçlar elde ettiler; zira embriyoda adacıklar, enzim üreten hücrelerden daha önce gelişirler ve bu yüzden ekstraksiyon işlemi sırasında ortamda insulini tahrip edecek enzimler bulunmaz. Banting, 1923'de bu önemli çalışması nedeniyle bir Nobel ödülünü paylaşmıştır.

Birçok yönden, Banting ve Best, belirli bir organın ya da dokunun endokrin işlevi olup olmadığını göstermek amacıyla standart olarak kabul edilen bir yöntem izlediler:

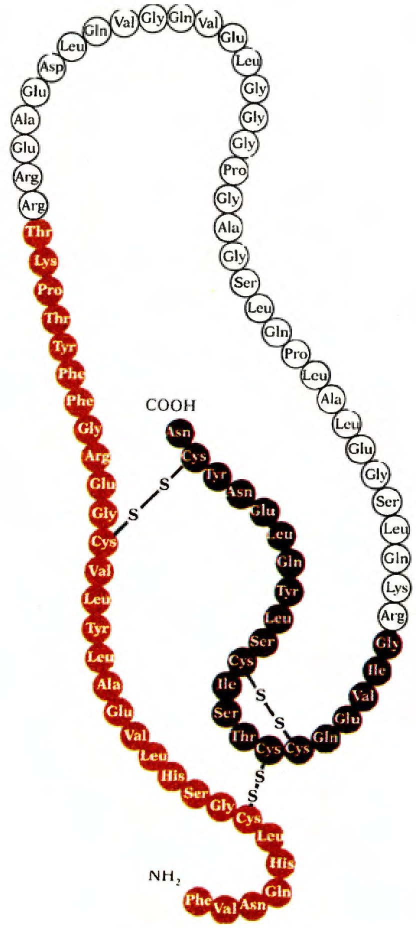
1. Söz konusu organın vücuttan uzaklaştırılması ya da tahrip edilmesi, hormonun yokluğuyla ilgili olan ve önceden tahmin edilen belirtileri ortaya çıkarmalıdır.
2. Söz konusu organdan elde edilen metaryalin uygulanması bu belirtileri ortadan kaldırmalıdır.
3. Hormon hem organda hem de kanda bulunmalı ve her ikisinden de izole edilebilmelidir.

Neyse ki, şüphelenilen organlardan özütler hazırlamak, her zaman pankreastaki kadar zor olmamıştır.

İnsulin, 1926'da Johns Hopkins Üniversitesinden J.J. Abel tarafından kristalize edilmiştir. Şimdi artık biliyoruz ki, pankreasın β adacık hücreleri önce, proinsulin adı verilen çok daha uzun bir zimojen polipeptit -bir inaktif enzim öncülü- sentezlerler. Bu öncül molekülünün orta kısmından 35 amino asit uzaklaştırılınca insulin aktif hale geçer (Şekil 33.4).

İdrarda yüksek şeker derişimi, diyabetin en büyük belirtisidir. İnsulinin bu belirtiyle ilgisi nedir? Bir cevap bulmaya çalışmadan önce, belirtiyi biraz daha fazla incelemeliyiz. Bir diyabetlinin idrarında şeker bulunması, böbreklerin iyi çalışmadığı anlamına gelmez; kanda şeker derişimi normalden daha yüksektir ve böbrekler bu fazlalığın bir kısmını uzaklaştırmaktadırlar.

Hatırlayacağınız gibi, karaciğer, kan şekeri düzeyinin düzenlenmesinde kritik bir rol oynar. Eğer karaciğere bağırsaklardan, portal ven yoluyla gelen kanda normalden fazla derişimde şeker varsa, karaciğer bu fazla şekerin büyük bir kısmını alarak glikojen halinde depo eder. Bunun tam tersine, eğer karaciğere gelen kandaki şeker miktarı düşükse, karaciğer, depo glikojeninin bir kısmını glukoza çevirip kana verir. Vücudun diğer kısımları, özellikle kaslar ve adipoz (yağ) doku, bu düzenleyici sistemin önemli elemanlarıdır. Karbonhidratça zengin bir yemekten sonra, kan şekeri derişimi yükselince



33.4 İnsan insulininin aktivasyonu
Protein, önce tek bir zimojen polipeptit -bir inaktif öncül- olarak sentezlenir. Bunun içinde üç adet disülfit bağı vardır. Bir aktive edici enzim tarafından uzun bir bölümün (beyaz daireler) uzaklaştırılması, iki ayrı kısa polipeptit zincirinden (renkli) oluşan aktif hormonu meydana getirir. Bu iki zincir birbirlerine disülfit bağlarıyla bağlıdır.

fazla glukozun bir kısmı kaslarda glikojen halinde depo edilir. Bir kısmı da yağa çevrilerek adipoz dokuda depo edilir. Bu koşullarda karaciğerdeki ve kastaki glukozun okside edilme hızı da yükselebilir.

Karaciğer, kas ve adipoz dokuları -üçü de, insulinin hedef dokularıdır- arasındaki ilişkiyi içeren bu kısa özet, insulinin aşağıda verilen bilinen etkilerini, ki net etkisi kanda glukoz derişimini azaltmaktır, açıklamada yardımcı olur.

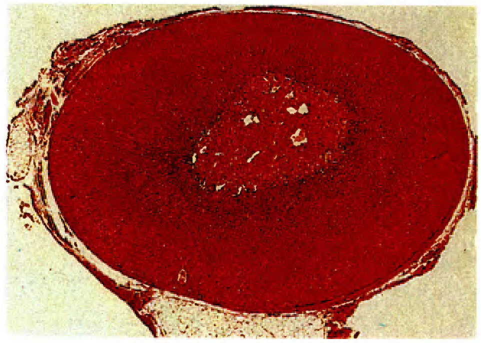
1. İnsulin, kas hücrelerinin ve adipoz hücrelerinin kandan daha fazla glukoz absorbe etmelerini uyarır (muhtemelen zar geçirgenliğini değiştirerek); fakat glukozun karaciğer hücreleri tarafından alınmasını etkilemez.
2. Karaciğer ve kas hücrelerinde, glukozun hem oksidasyonunu hem de glikojenin yapısına girmesini arttırır - bu işlemlerin etkisi serbest glukozu azaltmaktır.
3. Karaciğer ve kas hücrelerinde depo glikojenin metabolik yıkımını önler.
4. Adipoz hücrelerinde glukozdan yağların sentezini arttırır ve aynı zamanda yağların metabolik yıkımını önler.
5. Amino asitlerin karaciğer ve kas hücreleri tarafından alınmalarını ve protein sentezini arttırırken protein yıkımını önler.

İlk üç etkinin karbonhidrat metabolizmasıyla ilgili olmasına rağmen, son ikisinin yağ ve protein metabolizmalarıyla daha doğrudan ilgili olduğuna dikkat edin. Fakat, yağ ve protein sentezlerinin artıp bunların yıkımının yavaşlaması, hücreleri metabolik enerji kaynağı olarak daha çok glukoz kullanmaya zorlar. Bunun sonucu serbest glukoz miktarının azalmasıdır. Böylece bir kere daha görüyoruz ki, bütün besin sınıfları için geçerli metabolik yollar birbiriyle yakından ilişkili bir sistem oluşturur ve bu yollardan birinin değişmesi, kaçınılmaz olarak diğerlerini etkiler.

Gerek pankreasın aşırı aktivitesi sonucu, gerekse bir diyabetli hastaya çok yüksek dozda verilmesi sonucu, sistemde gereğinden fazla insulin bulunması, insulin şoku adı verilen ciddi bir duruma yol açar. Kan şekeri düzeyi o kadar düşer ki, kendine ait besin deposu miktarı çok az olan beyin, aşırı duyarlı hale gelir; kasılmalar oluşur ve bunları bilinç kaybı ve ölüm izler. İnsulinin doğal olarak aşırı miktarlara ulaşması son derecede seyrek görülen bir olaydır. Daha sık görülen ise insulin eksikliği (tüm Tip I diyabetlerde ve karaciğer bozukluğuna bağlı Tip II diyabetlerde olduğu gibi) ya da dokuların insuline karşı duyarsızlığıdır (diğer tüm Tip II diyabetlerde olduğu gibi). Karaciğer ve kaslar yeteri kadar glukozu glikojene dönüştüremezler, karaciğer gereğinden fazla glukoz üretir ve hücre solunumunda karbonhidrat kullanımı aksar. Kan şekeri düzeyi normalin üzerine çıkar ve fazla glukozun bir kısmı idrarda görülmeye başlar. Bu glukozu taşımak için daha fazla su atılmak zorunda kalır ve diyabet hastası dehidrate olma eğilimi gösterir. Kana giderek daha fazla glukoz geçip idrarla atıldığı için glikojen depoları tükenir. Kandaki glukoz fazlalığına rağmen, karbonhidrat metabolizması aksadığı için vücut yeteri kadar enerji elde edemez. Bu durumda vücut protein ve yağ -özellikle yağ- depolarını metabolize etmeye başladığından diyabet hastası, kilo kaybeder, güçsüzleşir ve enfeksiyonlara karşı dirençsiz hale gelir. Bu da yetmezmiş gibi, fazla; fakat tamamlanmamış yağ

metabolizması, toksik maddelerin oluşmasına yol açar. Bu maddeler ise çok hassas biçimde dengelenmiş olan vücut pH'sını ciddi biçimde bozar ve bu durum, müdahale edilmezse sonuçta meydana gelen ölümün en büyük nedeni bu olur.

Pankreas, insulinin yanısıra başka bir polipeptit hormon daha salgılar. ***Glukagon*** adı verilen bu hormon, α adacık hücrelerinde yapılır. Glukagon, insulininkilere zıt etkilere sahiptir; kan glukoz derişiminde yükselmeye yol açar. Yağ hücreleri hem insulin hem de glukagon reseptörleri taşırlar ve bu zıt etkili hormonlar arasındaki denge, hücrelerin metabolizmasını kontrol eder. Bir kere daha görüyoruz ki, bir organizmanın normal işlev görmesi, birbirinin zıddı kontrol sistemleri arasındaki hassas dengeye bağlıdır. Bu sistemlerden biri normalden sapar ve bu hassas denge bozulursa anormallikler oluşur ve ciddi vakalarda bunlar hastalıklara ve hatta ölüme yol açar.

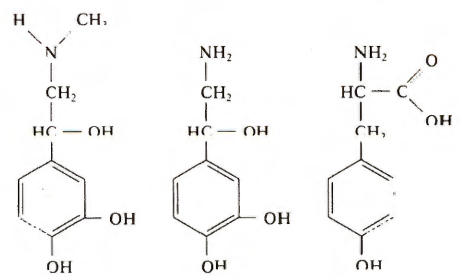


33.5 Bir kedinin adrenal bezinin kesiti
Medulla (orta bölge) korteks tarafından tamamen çevrelenmiştir.

ADRENALLER

Şimdiye kadar incelenmiş olan endokrin organlar -mide, duodenum ve pankreas- ile bir sonraki bölümde tartışılacak olan gonatlar (eşey bezleri), hormon salgılamaya ek olarak başka önemli işlevlere de sahiptirler. Bunlar çok amaçlı organlardır; her biri, hem endokrin sistemin hem de diğer sistemlerin önemli bileşenleridir. Bunun aksine, adrenaller (aynı zamanda tiroyit, paratiroyitler ve hipofiz), bilinen tek işlevi hormon salgılamak olan endokrin bezlerdir.

İki adrenal bez, adlarının da belirttiği gibi (***ad*** "orada" ve ***renal*** böbrek anlamına gelir), böbreklerin çok yakınında yer alırlar (Şekil 33.2). Memelilerde her bir adrenal aslında bir çift bezdir. İçte çekirdek benzeri bir ***medulla***dan ve dışta kabuk benzeri bir ***korteks***den oluşur (Şekil 33.5). Medulla ve korteks, embriyoda farklı dokulardan kaynaklanırlar ve işlevleri birbirleriyle ilintisizdir. Hatta ergin balıklarda ve amfibilerde iki ayrı bez çifti olarak kalırlar. Sürüngenlerde, kuşlarda ve memelilerde iki bez arasında mekan olarak bir ilişki evrimleşmiştir (sürüngenlerde ve kuşlarda bu iki bezin dokusu birbiri içine geçmiştir ve birçok memelide olduğu gibi, belirgin bir korteks ve medulla oluşturmazlar); fakat işlevsel olarak farklılıklarını korumuşlardır.



33.6 Adrenalinin, noradrenalinin ve tirozinin yapısal formülleri
Bu iki hormon, tirozin amino asitinden türemişlerdir.

Adrenal medulla Adrenal medulla iki hormon salgılar: ***Adrenalin*** (epinefrin olarak da bilinir) ve ***noradrenalin*** (norepinefrin). Bunların işlevleri benzerdir; fakat aynı değildir. Her iki hormon da laboratuvarda izole edilmiş, tanımlanmış ve sentezlenmiştir (Şekil 33.6). Vücutta geniş çeşitlilikte etkileri olduğu gösterilebilir. Örneğin, adrenalin, kan basıncında yükselmeye, kalp atım hızında artışa, glikojenin glukoza dönüşme ve glukozun karaciğerden kana verilişinde artışa, oksijen kullanımında artışa, dalaktan kana yedek eritrosit geçişinde artışa, iskelet ve kalp kasında vazodilatasyona (damar genişlemesi) ve kan akımında artışa, deride ve sindirim kanalının düz kaslarında vazokonstriksiyona (damar daralması) ve kan akımında azalmaya, bağırsak peristaltik hareketlerinde inhibisyona, saçların ve tüylerin dikleşmesine ve gözbebeklerinin büyümesine yol açar.

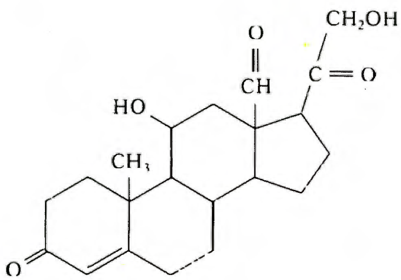
İlk bakışta bu liste, görünüşte birbirleriyle ilgisiz etkilerden oluşuyor gibi görülebilir; fakat daha dikkatle incelenirse, bu tepkilerin, yoğun fiziksel çaba, acı, korku, öfke ve diğer uyarılmış ruhsal durumlara cevap olarak topluca oluştukları görülebilir. Bunlara bazen döğüş ya da kaç tepkileri adı verilir. Bunlar aslında daha çok sinir siste-

mi tarafından başlatılır; fakat her hızlı sinirsel uyarımdan sonra adrenalin (ve daha az ölçüde noradrenalin) bunların korunmasına yardımcı olur. Bu hormanlar, bir acil duruma cevap olarak, vücut kaynaklarının mobilize olmasına yardımcı olurlar. Bunu, kan yoluyla iskelet kaslarına ve kalp kaslarına taşınan glukoz ve oksijen miktarını arttıran olayları uyarmak yoluyla başarırlar. Aynı zamanda, sindirim gibi, acil bir durum sırasında önemi olmayan ve aktivite gösterirse iskelet kaslarıyla oksijen için rekabete girecek işlevleri inhibe ederler.

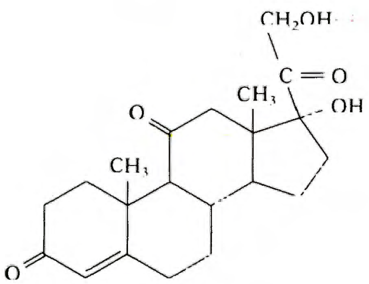
Muhtemelen adrenalin en önemli normal işlevini, bir insulin antagonisti olarak yerine getirir. Karaciğeri glikojen depolarından glukoz yapmak üzere uyararak kan şekerini yükseltir ve kaslarda glikojen depolarının laktik asite dönüşmesini sağlar. Bu ise kan yoluyla karaciğere taşındıktan sonra burada glukoza dönüştürülür.

Adrenal korteks Adrenal korteksler yaşam için gereklidir ve yoklukları ölüme yol açar. Ölümden önce görülen olaylar arasında vücut sıvılarının iyon dengesinin ciddi biçimde bozulması, karbonhidrat metabolizmasının bozulması ve bunun sonucunda hem kan glukoz derişiminin hem de depo glikojenin önemli ölçüde azalması, kilo kaybı, genel bir kas zayıflığı ve derinin garip bir biçimde kahverengileşmesi sayılabilir. Bu belirtiler aynı zamanda, Addison hastalığı olarak bilinen ve adrenal kortekslerin yetersiz çalıştığı hastalığa sahip bireylerde de değişen derecelerde görülür.

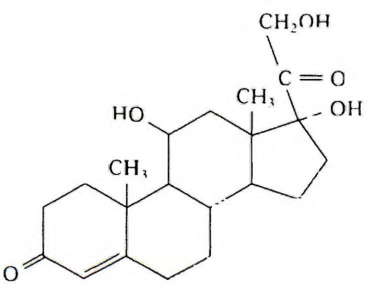
Burada sayılan çok sayıdaki adrenal korteks yetmezliği belirtisi bir tek hormonla ilintili değildir. Gerçekten de adrenal korteks, şaşırtıcı bir endokrin fabrikasıdır. O kadar çok farklı hormon üretir ki, bilim adamlarının bunların toplam sayısı hakkında hala bir fikri yoktur. Tüm kortikal hormonlar kimyasal olarak benzerdir: Hepsi steroyit yapısındadır ve bir zar bileşeni olan kolesterolün modifikasyonları yoluyla yapılırlar. Birçoğu birbirlerinden sadece bir ya da iki atom farklıdır (Şekil 33.7). Yine de, görünürde küçük olan bu farklılıklar nedeniyle çeşitli hormonlar çarpıcı farklılıkta işlevler görürler. Hedef hücrelerde farklı reseptörlere bağlanırlar ve farklı kimyasal tepkime yollarını etkilerler. Bu hormonların, kimyasal olarak, benzemediğine dikkat edin. Memelilerde, sadece adrenal korteksin, gonatların ve diğer üreme yapılarının hormonları steroyit yapısındadır. Bugüne kadarki bilgilerimize göre diğer endokrin organların hormonları amino asitler (ya da adrenalin ve noradrenalinde olduğu gibi, amino asit türevleri), kısa polipeptit zincirleri ya da bütün proteinlerdir (insulin gibi). Omurgalılarda çok büyük öneme sahip bu kortikal steroyitler, işlevlerine göre üç kategoride toplanabilirler: (1) Esas olarak karbonhidrat ve protein metabolizmasında etkili olan glukokortikoyitler; (2) Esas olarak tuz ve su dengesinin düzenlenmesinde etkili olan mineralokortikoyitler; ve (3) Esas olarak eşey hormonu olarak işlev görenler.



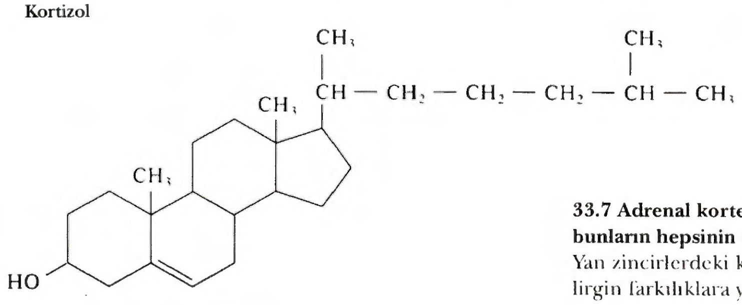
Aldesteron



Kortizon



Kortizol



kolesterol

33.7 Adrenal korteksten salgılanan bazı steroyitler ve bunların hepsinin sentezlendiği steroyit-kolesterol. Yan zincirlerdeki küçük farklılıklar, özelliklerde belirgin farklılıklara yol açabilir.

Birinci kategorideki hormonlar, **glukokortikoyitler** (kortizol, kortikosteron, kortizon gibi), kan şekerinde ve karaciğer glikojeninde artışa neden olurlar. Her iki etki de muhtemelen proteinlerin karbonhidrata dönüştürülme hızındaki artış nedeniyle meydana gelir. Bu hormonlar aynı zamanda, bir yandan glukozun oksidasyonunu önlerken, diğer yandan yağ depolarının mobilizasyonunu başlatırlar. Kısaca, glukokortikoyitler, vücudu karbonhidrat dışı enerji kaynaklarına yönelterek kan şekerinin yükselmesine yol açarlar. Addison hastalığı olan bir insana verilecek olurlarsa kan şekerinin normale dönmesini sağlarlar. Böylece insulinle antagonistik bir etki gösterirler.

İkinci kategorideki hormonlar, **mineralokortikoyitler** (özellikle aldosteron), kan hacmini, basıncını ve tuz dengesini düzenleyen kompleks bir sistemin parçasıdırlar. Bu olağanüstü homeostatik etkileşim, bir sonraki bölümde açıklanacaktır.

Üçüncü kategorideki hormonlar, hem kimyasal hem de işlevsel olarak, gonatlar tarafından üretilen eşey hormonlarına benzerler. Bunların normal rolleri henüz tamamen anlaşılmamıştır. Fakat biliyoruz ki, adrenal korteksin tümörleri ya da diğer bozuklukları, bu hormonların, özellikle erkeklik hormonlarının aşırı salgılanmasına yol açar ve bu da dişilerde maskülizasyonla (erkekleşmeyle), erkeklerde de erken eşeysel gelişmeyle sonuçlanır.

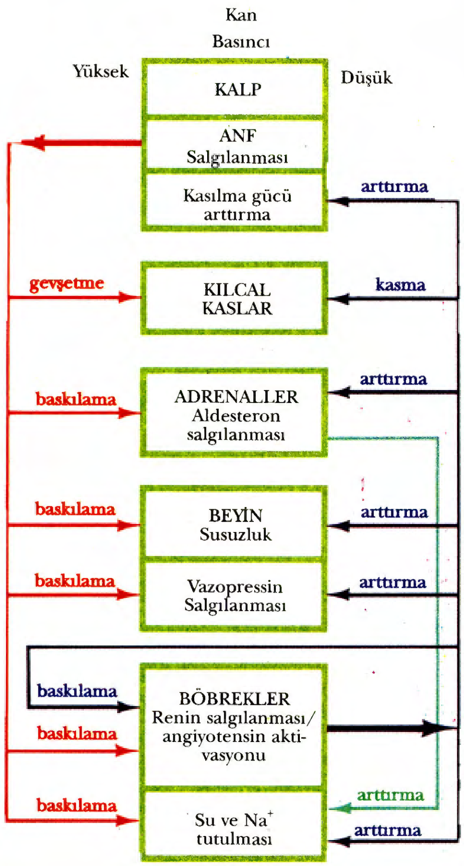
Genellikle, her üç kategorideki kortikal steroyitler, hücre zarını geçerler (bazıları hücrelerarası ya da hücre içi reseptörlere bağlanarak çalışırlar) ve ileriki bir bölümde daha ayrıntılı olarak göstereceğimiz gibi, doğrudan DNA üzerinde etkili olurlar.

Bazı kortikal hormonların tıbbi amaçlarla kullanılması ilginç bir tarihçeye sahiptir. Kortizonun 1935'de izole edilmesinden hemen sonra, bunun bir deney hayvanında soğuğa, zehirlere ve diğer fizyolojik gerilimlere karşı direnç artışına yol açtığı gösterildi. Hormonun insanlar için bir tedavi ajanı olarak kullanılması ilk defa Mayo Klinik'te, ciddi rematoyit artiritli bir genç kadında gerçekleşti. Bu kadının belirtilerini gidermek amacıyla yapılan önceki girişimlerin tümü başarısızlıkla sonuçlanmıştı ve kadın çok zor hareket edebiliyordu. Kortizon enjeksiyonlarının başlamasından üç gün sonra kadın, rahatlıkla hareket edebilmeye başladı ve sekizinci günde belirtilerin tümü ortadan kalktı. Fakat enjeksiyonlar durdurulduğunda belirtiler hızla yeniden görüldü. Diğer atritli hastalara yapılan kortizon uygulamaları da benzer sonuçlar verdi.

Daha sonra, çeşitli araştırıcılar, kortizonu, pek çoğu ilgisiz diğer hastalıklarda denemeye başladılar. Bu araştırıcıların çoğu, belirtilerin ortadan kalktığını; fakat gerçek bir tedavinin olmadığını rapor ettiler.

Örneğin, ciddi lobar zatüreli bir erkek çocuğunda hormonun verilmesini izleyen 24 saat içinde tüm zatüree belirtilerinin kaybolmasına karşın (burada kullanılan hormon aslında kortizon değil, adrenal korteksten kortizon salgılanmasını uyaran bir hipofiz hormonu olan ACTH idi), hastalık etkeni olan bakteri, çocuğun vücudunda büyük miktarlarda kaldı. Buna benzer şekilde, tüberkülozlu hastalarda, hormon tedavisinin başlamasından bir kaç gün sonra hastalık belirtileri kayboldu; fakat tüberküloz bakterisi bu hastaların vücudundaki varlığını korumaya devam etti. Her iki durumda da, tedavi durdurulduğunda hastalık belirtileri derhal geri döndü.

Bu sonuçların doktorları (ve gazeteleri) ne kadar heyecanlandır-



33. 8 Kan basıncının hormonal düzenlenmesi
Vazopressinin etkileri gösterilmemiştir.

dığını tahmin edebilirsiniz. Kortizon ve ilgili hormonlarla gerçek tedavi yollarının bulunabileceği ümit edildi. Fakat bu gerçekleşmese bile romatizmadan kansere kadar her hastalığın belirtilerinin bir tek ilaçla ortadan kaldırılması, tıpta yeni bir çağın başlangıcının sinyallerini veriyordu. Gerilimin vücudu hastalık etkenlerine açtığı ve kortizonun da vücudun gerilime karşı koymasını sağladığı düşünüldü. Böylece, daha fazla kortizon, vücudun gerilime karşı daha dirençli olmasını sağlayacak ve normalde enfeksiyonların ve metabolik bozuklukların yol açtığı zarar verici hastalık belirtilerinin etkilerini en aza indirecekti.

Kortizon ve ilgili hormonlar bir dereceye kadar gerçekten de bu şekilde etki ediyor olabilirler. Vücudun gerilime tepkisinde rol oynuyor olabilirler ve gerilim de hastalıklarda temel bir rol oynar. Fakat bu hormonların, ilk düşünüldükleri gibi her derde deva oldukları kanıtlanamadı. Uzun süre uygulandıklarında genellikle tedavi etmek için kullanıldıkları hastalıklar kadar ya da daha kötü yan etkilere yol açtılar. Bu yan etkiler arasında yüksek kan basıncı, aşırı kıllanma, zihinsel sapmalar, çocuk felci ve tüberküloz gibi enfeksiyonlara karşı direnç azalması, mide ülserleri, kataraktlar ve kemik zayıflığı sayılabilir. Bu hormonların evrensel olarak her derde deva özelliğinin bulunmadığının bulunması o kadar da sürpriz olmadı. Sağlıklı ve aktif olmak pozitif bir adaptasyondur. Dolayısıyla, eğer vücut zararlı yan etkilere yol açmadan hastalıkları yok eden bir hormon salgılıyor olsaydı, hastalıklara karşı bu hormonu salgılama yeteneği doğal seçilim tarafından desteklenirdi. Şimdiye kadar böyle bir hormon bulunamadı.

Kortizon ve bununla ilgili kimyasallar, şimdi, daha çok uygulamanın bir kaç defayı geçmesi gerekmeyen durumlarda, iyileşmeyi kolaylaştırmak ya da artirit ve diğer bağ doku hastalıklarında belirtileri kısmen yok etmek amacıya kullanılmaktadırlar (bunlar bu dokulardaki kollajen fibrelerde görünür değişikliklere yol açarlar). Bazen de ciddi allerjik hastalıkların, özellikle astımın ve bazı tip lenfatik hastalıkların tedavisinde kullanılırlar. Yüzeysel olarak uygulandığı zaman kortizon, bazı deri kızarıklıklarını da azaltır. Bunlar, acil durumlarda ciddi belirtilerin geçici olarak yok edilmesinde de kullanılırlar. Hekimler, muhtemel zararlı yan etkileri göz önüne almak zorunda olduklarından, belirtileri tamamen ortadan kaldıracak kadar ilaç yazmak yerine, hastanın belirtilerini hafifletici miktarları tercih ederler.

Kortikal hormonların sergiledikleri ikilem, hekimlerin hergün karşılaştıkları genel bir probleme örnek oluşturur. Birçok ilaç - ve diğer tedavi biçimleri- potansiyel olarak zararlı yan etkilere sahiptirler. Dolayısıyla hekimler, her zaman muhtemel iyi ile muhtemel kötüyü dengelemek ve en güvenilir ilaçların bile aşırı ya da yanlış zamanda kullanıldıklarında tehlikeli olduklarını akılda tutmak zorundadırlar. Vücut çok hassas ayarlı bir makinadır ve kısımları arasındaki etkileşimler o kadar karmaşıktır ki bunlar analiz edilmeye hala büyük ölçüde meydan okurlar. Kimyasallarla muamele edildiğinde makineye zarar verme riski vardır; çünkü bunlar hemen her zaman tahmin edilenden çok farklı işlevleri etkilerler.

KANIN HORMONAL DÜZENLENMESİ

Şekil 30.26'nın (sayfa 871) belirttiği gibi, dolaşım sistemi aynı anda, hepsi de birbiriyle her zaman uyumlu olmayan birçok şey yapmaktadır. Optimal bir kan basıncını korumaktaki güçlükleri bir düşünün. İlk olarak, daha önce de belirttiğimiz gibi, bütün kılcal damarları ay-

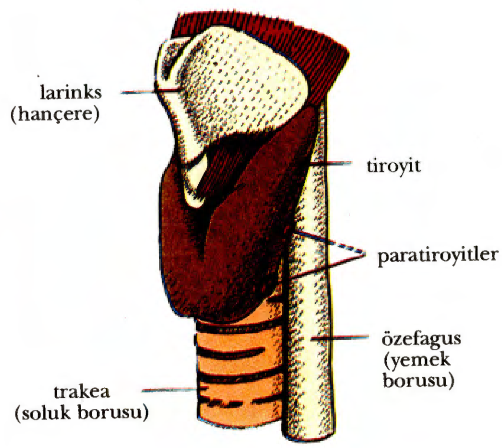
nı anda dolduracak kadar kan mevcut değildir. Bir damar yatağı açıldığı zaman diğeri kapanmalıdır. Aksi halde kan basıncı düşer ve şok oluşur. İkinci olarak, kan basıncı, dokulardaki sıvı ve lenf hacmi ile dinamik bir denge içindedir. Eğer kanın ozmotik aktivitesi, bir yemek sonrasında olduğu gibi, artarsa, su dokulardan kana çekilecek ve kan basıncı yükselecektir. Üçüncü olarak, kan hacmi böbrekler tarafından sürekli olarak etkilenmektedir. Bu etki, doğrudan suyun uzaklaştırılması yoluyla ve dolaylı olarak tuz atılmasıyla (ki bu da serumun ozmotik aktivitesini değiştirir) olmaktadır. Her yemek, sıvı içmek, egzersiz ya da vücut pozisyonundaki büyük değişiklikler, kan basıncını etkileyecek değişiklikler yaratır ve bunların giderilmesi gerekir. Bu sorunun evrimsel çözümü, sadece glukokortikoyitleri değil, kalp, böbrek ve beyin tarafından salgılanan hormonları da içerir.

Esas mineralokortikoyit olan aldosteron, belki de oyundaki en basit rolü oynar. Kanın sodyum iyonu derişimi belirli bir düzeyin altına düşerse, adrenal korteks derhal kana aldosteron ekler. Bu hormon, böbrek hücrelerine bağlanır ve distal tubullerde Na^+ geri emilmesini arttırır (Şekil 33.8). Bu negatif geribildirim sisteminin kendisi, normalde kanda inaktif olarak dolaşan başka bir hormon, ***angiotensin*** tarafından düzenlenir. Böbrek, kan basıncında ya da sodyum derişiminde bir düşüş sezinlenirse, ***renin*** adlı bir enzim salgılar ve bu da angiotensini aktive eder. Angiotensin sadece daha fazla aldosteron salgılanmasını uyarmakla kalmaz (ki bu, daha önce gördüğümüz gibi, düşük sodyum sorununun çözümüne yardımcı olur), aynı zamanda damar sisteminin düz kaslarında kasılmaya yol açar. Bu da kılcal hacmini azaltarak kan basıncını yükseltir. Angiotensin aynı zamanda, beyindeki reseptörlere bağlanarak susamayı uyarır. Böylece hayvan daha çok sıvı içer (ve dolayısıyla kan hacmini arttırır) ve kalbin atım gücünü yükseltir ki bu da kan basıncını yükseltmenin bir başka yoludur. Son olarak, angiotensin, başka hormonların salgılanmasını uyarır (ACTH, prolaktin ve vazopressin, ileriki bir bölümde anlatılacaklardır) ve daha fazla renin salgılanmasını baskılar. Böylece başlangıçtaki basınç düşmesine abartılı bir tepki gösterilmesini önler (Şekil 33.8).

Başka vesilelerle, birbirini dengeleyici hormonlar arasındaki ilişkiyi gördükten sonra, yüksek kan basıncıyla ilgili bir kimyasal habercinin bulunmaması bizim için sürpriz olurdu. Uzun süre varlığı varsayılan hormon, ***atriyal natriüretik faktör*** (ANF), en sonunda 1983'de izole edildi. ANF, atriyal kas hücrelerindeki granüllerden, atriyumun gerilmesine -yani yüksek kan basıncına- cevap olarak salgılanır. Etkileri renin, aldosteron ve vazopressin salgılanmasını baskılamak, düz kasları gevşetmek, susuzluğu azaltmak ve toplama kanallarındaki kanalları kapatarak böbreklerden Na^+ ve su atılmasını (Bölüm 31'de gördüğümüz gibi) arttırmaktadır. ANF ile bunun baskıladığı hormon üçlüsü arasındaki denge, kanın basıncını, hacmini ve ozmotik derişimini, vücudun karşılaşacağı kaçınılmaz güçlükler pahasına, optimal düzeyler civarında tutar.

TİROYİT

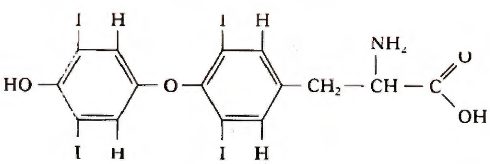
Omurgalıların çoğu, boyunda yerleşmiş iki tiroyit bezine sahiptir. İnsanda bu iki bez kaynaşarak tek bir bez oluşturmuştur (Şekil 33.9). Omurgalı tiroyitlerinin farinksin ön keselerinden evrimleştiğini gösteren deliller vardır. Bu keseler, muhtemelen, başlangıçta, ağızdan



33.9 Tiroyit ve partiroyit bezleri



33.10 Guatrlı bir Bangladeş kadını



33.11 Tiroksinin yapısal formülü
Triiyodotironin de aynı formüle sahiptir. Sadece, sol üstteki iyot atomunun yerini bir hidrojen almıştır.

girip solungaçlardan dışarı çıkan su akımları içindeki besinlerin süzüldüğü kanallar olarak işlev görüyordu. Omurgalılarda, gelişmelerini sürdüren keseler, daha sonra farinksle olan tüm bağlantılarını kaybedip, hem yapısal hem de işlevsel olarak sindirim sisteminden bağımsız hale gelmişlerdir. Bu ortak bir evrimsel olayın-görünürde ilgisiz işlevi olan bir atasal yapıdan yeni bir yapının gelişmesi- sadece bir örneğidir.

Yıllar önce, guatr olarak bilinen ve tiroyitin çok büyüyüp, boyunun şiş ve deforme görünmesine yol açan bir durum (Şekil 33.10), dünyanın İsviçre Alp'leri ve Amerika Birleşik Devletleri'nin Büyük Göller bölgesi gibi yerlerinde çok yaygındı. Guatr, genellikle bir grup başka belirtilerle bağlantılı olarak görülür. Bunlar: Kuru ve şiş deri, saç kaybı, obesite (şişmanlık), normalden yavaş kalp atım hızı, fiziksel tembellik ve zihinsel yavaşlık. Bu durum için herhangi bir neden bilinmiyordu. Sonra, 1883'de tiroyitin hiçbir önemli işlevi olmadığına inanan bir İsviçre'li cerrah, hastalarının bir kısmından bu bezi çıkarttı. Bu hastaların çoğu, boyunun şişmesi dışında, guatrla ilgili bütün belirtileri gösterdiler. Sonuçlar, normal tiroyitin, bu belirtileri önleyen bir kimyasal salgılıyor olması gerektiğine işaret ediyordu.

Tiroyiti bulunmayan ve aşırı büyümüş tiroyite sahip hastaların aynı belirtileri göstermelerindeki gariplik, ancak, guatrda ortaya çıkan anormal bezin, büyük ebadına rağmen, çok az hormon salgılamasıyla açıklanabilirdi. 1890'larda guatrlı ya da hipotiroidizmin[1] diğer belirtilerini gösteren hastalar, tiroyit özütleri enjekte edilerek ya da dietlerine küçük koyun tiroyiti parçaları eklenerek başarıyla tedavi ediliyordu. Fakat henüz hipotetik tiroyit hormonunun kendisine ait daha özel bir şey bilinmiyordu. 1896'da bir Alman kimyacısı E. Baumann, tiroyitin, vücutta varlığı daha önce bilinmeyen bir element olan iyot taşıdığını keşfetti. Fakat O'nun buluşu yeteri kadar dikkat çekmedi.

1905'de Western Reserve Üniversitesi'nden David Marine, Clevland'de bir çok insanın guatrlı olduğunu farketti. Köpeklerin de yüksek bir yüzdesi guatrlıydı. Marine, guatrların yiyecek ve suda yeteri kadar iyot bulunmamasından kaynaklanıp kaynaklanmadığını merak etti. Deney hayvanlarının suyuna az miktarda iyot eklendiğinde guatrlar ve diğer belirtiler kayboldu. 1916'da Marine, bu uygulamayı, Akron, Ohio'da yaklaşık 2500 okul öğrencisi üzerinde denedi. Çocuklara iyotlu tuz verdi. Kontrol olarak kullanılan diğer 2500 çocuğa ise iyotsuz tuz verildi. Belli bir süre sonra, iyotlu tuz alan çocuklar arasında sadece iki guatr vakasına rastlarken, kontrollerden 250'sinde guatr gördü. Her ne kadar şüpheci bir toplumu ikna etmek yıllar aldıysa da, en sonunda iyotlu tuz kullanımı yaygınlaştı ve şimdi artık Birleşik Devletler'de ve Avrupa'da, topraktaki ve sudaki iyot yetersizliğinden kaynaklanan hipotiroidizm çok nadir olarak görülmektedir.

Bir tiroyit hormonu, şimdi ***tiroksin*** ya da T_4 olarak biliniyor, 1914'de izole edilip 1927'de laboratuvarda sentezlendiğinde, iyoda olan gereksinim daha iyi anlaşıldı. Bu hormonun dört iyot atomu taşıyan bir amino asit olduğu kanıtlandı (Şekil 33.11). Daha sonra, ti-

[1] Hypo- ön eki, "normalden az", hiper- ön eki ise "normalden fazla" demektir. Böylece, hiportiroidizm normalden az tiroyit aktivitesi, hipertiroidizm ise normalden fazla tiroyit aktivitesi anlamına gelir.

roksine benzeyen; fakat sadece üç iyot atomu taşıyan bir başka tiroyit bileşiği bulundu.

Triiyodotironin ya da T_3 adı verilen bu madde, tiroksinden üç ila beş kat daha aktiftir; fakat daha küçük miktarlarda salgılanır. T_4 ve T_3, hedef hücreler üzerinde fiilen aynı etkileri gösterdiklerinden, genellikle "tiroyit hormonu" ya da TH adı altında birlikte düşünülürler.

TH'nın en tipik etkisi, vücuttaki dokuların çoğunda oksidatif metabolizmada hızlanmayı uyarmaktır. Yağda çözünebilen hormonun hücre zarını doğrudan geçtiği ve gen ifadesini değiştirici etki yaptığı düşünülür. Sonuçta TH, mitokondrideki solunum enzimleri de dahil olmak üzere bazı enzimlerin sentezinde artışa yol açar ve bunlar da bazal metabolik hızın (BMH) yükselmesini sağlarlar.

Hipertiroidizm -TH'nın aşırı salgılanması- tahmin edebileceğiniz şu bir çok belirtiyi ortaya çıkartır: Normalin üzerinde bir vücut sıcaklığı, aşırı terleme, yüksek kan basıncı, kilo kaybı, uyarılabilirlikte artış ve kas zayıflığı. Çok tipik bir belirtiye daha yol açar ki, bunu tahmin edemeyebilirsiniz, çünkü normalden yüksek bir metabolik hızla açık bir bağlantısı yoktur. Bu belirti, göz kürelerinin dışarı fırladığı ekzofitalmiadır (Şekil 33.12). Her ne kadar hipetiroidizm bazen antitiroyit ilaçlarla kontrol edilebilirse de, daha sık uygulanan tedavi yöntemi, bezin bir kısmının cerrahi olarak uzaklaştırılması ya da radyoaktif iyotla kısmen tahrip edilmesidir.



33.12 Ekzofitalmia

Hipotiroidizm -hipertiroidizmin tersi- dietle iyot yetersizliği yerine tiroyit bezinin iyi çalışmamasından kaynaklandığı zaman, tiroyit hormonu verilerek tedavi edilir. Hastalığın tedavi edilmemesi, özellikle yenidoğanlarda çok ciddi sorunlar yaratır. Anormal bir gelişme gösteren bu kurbanlara kretin adı verilir. Bunlar cücelere benzerler ve hiçbir zaman eşeysel olgunluğa erişemezler. Zeka düzeyleri çok düşüktür ve dört ya da beş yaş zeka düzeyinin üzerine çıkmaları nadirdir. Eksiklik belirtileri gösteren bebeklere hormon verilerek kretinizmin tedavi edilmesi, hiç kuşkusuz, modern tıbbın başarılarından biridir.

Her ne kadar hipetiroidizmin birçok belirtisi -örneğin yavaş kalp atımı, obesite, fiziksel zayıflık ve zeka geriliği- düşük BMH'ın sonuçları olabilirlerse de diğer belirtiler, özellikle kretinizmde görülenler bu yolla kolaylıkla açıklanamaz. Bir örnek, kretinlerin vücudundaki çok anormal protein dağılımıdır; bunların derisinde aşırı miktarda glikoprotein vardır -şiş görünmelerinin nedeni budur- ve kan plazmasında anormal derecede yüksek protein derişimine rastlanır. Fakat bunların böbreklerinde ve karaciğerlerinde ciddi protein yetmezliği vardır ve dolayısıyla belirgin biçimde gelişme geriliği gösterirler. TH verilmesi bütün bu belirtileri yok eder. Böylece açıkça görülür ki, TH, proteinlerin sentezinin ve dağılımının düzenlenmesinde önemli bir rol oynamaktadır.

TH'nin protein metabolizması üzerindeki etkisi, bunun, gelişmenin birçok yönü üzerindeki genel rolünün sadece görünür bir kısmıdır. Bu hormon olmaksızın, omurgalıların çoğu normal ergin haline gelemezler ve işlev göremezler. TH, sadece, normal büyümeyi sağlayan proteinlerin sentezi için gerekli olmakla kalmayıp, testislerin ve ovaryumların işlevsel olgunluğa erişmeleri için de gereklidir ve hipofiz bezinden salgılanan büyüme hormonuyla sinerjetik olarak etki edip iskelet gelişimine de katkı sağlar. Birçok aşağı orga-

nizasyonlu omurgalıda TH, metamorfoz (başkalaşım) ve deri değişimi için de gereklidir.

1961'de bir başka tiroyit hormonu, **kalsitonin** keşfedildi. Bunun işlevi TH ile ilgisiz olup, en temel etkisi kanda aşırı kalsiyum derişimini önlemektir. Aşağı organizasyonlu omurgalılarda kalsitonin ayrı bezler (ultimobranşiyal bezler) tarafından yapılır. Memelilerde bunların karşılığı olan doku, embriyonik gelişme sırasında tiroyitle kaynaşmıştır.

PARATİROYİTLER

İnsanlardaki paratiroyit bezleri yerfıstığı şeklinde, genellikle sayıca dört adet olup tiroyitin yüzeyinde yerleşmişlerdir (Şekil 33.9). Uzun süre, bunların tiroyitin bir parçası oldukları ya da işlevsel olarak onunla bağlantılı oldukları düşünülmüştür. Şimdi artık biliyoruz ki, tiroyite yakınlıkları yanıltıcıdır ve her ikisi de hem gelişme hem de işlev bakımından tamamen ayrıdır.

Paratiroyit hormonu, genellikle PTH olarak yazılır, kan ile diğer dokular arasındaki kalsiyum-fosfat dengesinin korunmasına yardımcı olur. Sonuçta, vücudun, Bölüm 31'de ayrıntılı olarak incelenmiş bir konu olan, iç sıvı ortamının nisbi değişmezliğinin sağlanmasında önemi olan bir elemandır. Bu bakımdan, insulin, glukagon ve kalsitoninin de önemli olduğunu daha önce gördük. PTH, kanda kalsiyum derişimini yükseltir (böylece bir kalsitonin antagonisti gibi işlev görür) ve fosfat derişimini azaltır. Bunları en az üç organı, böbrekleri, bağırsakları ve kemiği etkileyerek yapar. Böbreklerden ve bağırsaklardan kalsiyum atılmasını engellerken kemiklerden kana kalsiyum geçişini uyarır (kemikler vücudun tüm kalsiyumunun %98'ini, fosfatın ise %66'sını barındırırlar). Fakat kemikteki kalsiyum, fosfata bağlıdır ve kemiğin yıkılması kalsiyumla birlikte fosfatın da serbestleşmesine yol açar. PTH, kana geçen bu fosfat fazlalığını, bunun böbreklerce atılmasını uyararak giderir. Aslında, PTH'nın etkisiyle, kana geçenden daha fazla fosfat atılır. Sonuçta, PTH salgılanması artınca kandaki fosfat derişimi düşer.

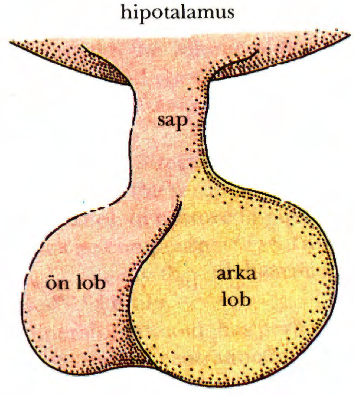
Doğal olarak oluşan hipoparatiroidizme çok ender rastlanır; fakat bazen tiroyit operasyonlarında paratiroyitler yanlışlıkla uzaklaştırılabilir. Sonuç, kanda fosfat derişiminin yükselmesi ve kalsiyum derişiminin düşmesidir (çünkü böbreklerden ve bağırsaklardan daha fazla kalsiyum atılır ve kemiklere daha fazla kalsiyum bağlanır). Hücrelerin sıvı ortamında meydana gelen bu değişiklikler, özellikle kaslar ve sinirlerde ciddi sapmalara yol açar. Bu dokular çok hassaslaşır ve çok hafif uyarımlara dahi tremorlar, kramplar ve kasılmalarla cevap verirler. PTH'nın hiç salgılanmaması, diete büyük miktarlarda kalsiyum eklenmezse, kısa sürede ölüme yol açar. PTH enjeksiyonları belirtileri önlemede etkilidir.

Bazen doğal olarak hiperparatiroidizm görülür. Bunun nedeni bezlerin büyümesi ya da tümör oluşumudur. Bu durumda PTH o kadar büyük miktarlarda salgılanır ki, kalsitoninin zıt etkisi artık normal dengeyi koruyamaz olur. Bu durumun en belirgin belirtisi, aşırı kalsiyum kaybetmeleri nedeniyle, kemiklerin zayıflaması ve kolaylıkla bükülüp kırılabilir hale gelmesidir.

TİMUS

Boyun bölgesinde bulunan ve özellikle genç hayvanlarda önemli bir

bez olan timusun işlevlerinden biri, dalaktaki, lenf yumrularındaki ve diğer lenfoyit dokulardaki plazma hücrelerinin immünolojik güçlerini uyaran bir hormonun yapımıdır. ***Timozin*** adı verilen bu hormon, son birkaç yıldır yoğun bir araştırma konusu olmuştur. Timusun bağışıklık sistemindeki rolü Bölüm 15'de anlatılmıştı.



33.13 Hipofiz bezi

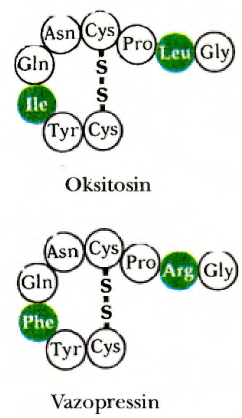
HİPOFİZ ve HİPOTALAMUS

Hipofiz, beyinin hemen altında yer alan küçük bir bezdir. Adrenallerde olduğu gibi hipofiz de bir çift bezdir (Şekil 33.13). Bir ön, bir de arka lobtan oluşur. Ön lob, embriyoda ağız tavanının bir çıkıntısı olarak gelişir. Arka lob ise beyinin alt kısmının bir çıkıntısından oluşur. Her iki lob, büyümeyi sürdürdükçe en sonunda birbirleriyle temas ederler ve ön lob kısmen arka lobu sarmalar. Zamanla ön lob ağızla olan bağlantısını kaybeder; fakat arka lob, beyinin ***hipotalamus*** adı verilen bölgesiyle olan bağlantısını korur. Bu yakın fiziksel ilişkiye karşın, bu iki lob işlevsel olarak tamamen ayrıdır ve biz bunları ayrı ayrı inceleyeceğiz.

Arka hipofiz Arka hipofizden ***oksitosin*** ve ***vazopressin*** adlı iki hormon salgılanır. Şekil 33.14'te görüldüğü gibi bunlar kimyasal olarak çok benzerdirler. Her ikisi de dokuz amino asit içerir ve bunların yedisi iki bileşikte de bulunur. Sadece iki amino asit farklıdır; fakat bu bile iki hormona çok farklı özellikler kazandırmaya yeter.

Oksitosin, esas olarak uterus kaslarını etkileyerek bunların kasılmasına yol açar. Böylece gebe bir kadında oksitosin salgılanması doğumu başlatır. Bu salgılamayı neyin başlattığı henüz bilinmemektedir. Oksitosin enjeksiyonu, doğumu yapay olarak başlatabilir.

Vazopressin, arteriyollerin kasılmasına neden olur ve bunun sonucunda kan basıncı önemli ölçüde yükselir. Aynı zamanda da böbrek tübüllerini daha fazla su geri emmek üzere uyarır. Vazopressinden tamamen yoksun bir insanın günde 20 litreden fazla idrar çıkartması beklenir. Etil alkolün iyi bilinen diüretik etkisi, vazopressin salgılanmasını baskılamasından kaynaklanır.



33.14 Oksitosin ve vazopressin
İki hormon sadece iki amino asit bakımından farklılık gösterilir; fakat bu fark bunların çok farklı aktiviteler göstermelerini sağlar.

Daha önce, arka hipofizin beyinin hipotalamusunun bir çıkıntısı olarak geliştiğini söylemiştik. Erişkinlerde dahi hipotalamusla bu sap benzeri bağlantısını korur (Şekil 33.13). Oksitosin ve vazopressin arka hipofizde yapılmazlar; fakat hipotalamustaki sinir hücrelerinde yapılarak sap içinden bunların aksonları boyunca arka hipofize iletilirler ve burada depo edilirler. Depo organı, hipotalamustan gelen elektrik sinyalleri tarafından uyarılınca bu hormonları salgılar.

Ön hipofiz Adenohipofiz adı da verilen ön hipofiz, geniş çeşitlilik ve etki alanına sahip hormonların yapıldığı son derecede önemli bir organdır. İnsanlarda ön hipofizden en az yedi hormon salgılanır.

Prolaktin (PRL, aynı zamanda laktojenik hormon da denir), tüm hipofiz hormonları arasında en çok yönlü olanıdır. Bir bebeğin doğumundan kısa süre sonra dişinin meme bezlerinde süt yapımını uyarır. Yapımının sürmesi, meme emen bebek tarafından oluşturulan mekanik uyarıma bağlıdır ve bu uyarımın olmaması süt yapımının durmasına neden olur. Prolaktin aynı zamanda üremede, ozmotik düzenlemede, büyümede ve karbonhidrat ve yağ metabolizmalarında çeşitli roller oynar.

Bir başka çok yönlü hipofiz hormonu olan ***büyüme hormonu*** (BH,

somatotropik hormon ya da STH adı da verilir), normal bir büyüme için, özellikle tiroyit hormonuyla birlikte, kritik bir rol oynar. Çok güçlü bir protein anabolizması indükleyicisidir. Amino asitlerin hem hücre içine alınmasını hem de protein yapısına katılmasını arttırır. Bu etkisinde, glukokortikoyitlerin protein katabolize edici etkisini önleyerek bunların bir antagonisti gibi rol oynar. Buna ek olarak, kan şekeri derişimini yükselterek bir insulin antagonisti gibi de etki eder. Büyüme hormonu aynı zamanda adipoz dokudaki yağların hidrolizini de uyarır ve bu yolla kanda yağ asit derişiminin artmasına yol açar.

Eğer bir çocukta büyüme hormonu ciddi biçimde eksikse, büyüme durur ve çocuk bir cüce olarak kalır. Bir çocuğa aşırı büyüme hormonu verilirse sonuçta bir dev oluşur (Kayıtlara geçen en uzun hipofiz devi 2.72 m boyundadır). Gerek hipofiz cüceleri, gerekse devleri normal vücut oranlarına sahiptirler. Eğer büyüme hormonunun aşırı salgılanması erişkinlik döneminde olursa, sadece bazı kemikler, yüz, el ve ayak parmakları gibi, yeniden büyüme gösterirler. Sonuç, akromegali olarak bilinen bir durumdur. Bu durum, orantısız olarak büyük el ve ayaklar ile çarpılmış yüzeylerle karakterizedir. Büyümüş ve öne çıkmış çene, büyümüş elmacık kemikleri ve alın kemikleri ve kalınlaşmış burun.

Ön hipofiz, aynı zamanda diğer endokrin organlar üzerinde kontrol etkisi olan bir dizi hormon da salgılar. Bu hormonlar arasından tiroyiti uyaran ***tirotropik hormon*** (tiroyit uyarıcı hormon ya da TSH da denir), adrenal korteksi uyaran ***adrenokortikotropik hormon*** (ACTH) ve gonatları etkileyen en az iki ***gonadotropik hormon*** ya da gonadotropinler (follikül uyarıcı hormon ya da FSH ve luteinize edici hormon ya da LH) vardır. Bu endokrin organların düzgün büyümesi ve gelişmesi, hipofizden uygun tropik (uyarıcı) hormonun gereken miktarda salgılanmasına bağlıdır. Eğer hipofiz uzaklaştırılır ya da inaktif hale gelirse bu organlar atrofiye uğrarlar ve işlevleri çok düşük düzeylere iner. Hipofizin neden sıkça, endokrin sistemin şef bezi olarak adlandırıldığını anlamak kolaydır.

Tirotropik hormon, vücudun negatif geribildirimi nasıl kullandığına bir örnek oluşturur. Bu iki zincirli glikoprotein, kandaki tiroksin düzeyi düşük olduğu zaman hipofiz bezi tarafından salgılanır ve tiroyit tarafından tiroksin yapımını uyarır. Bunun sonucunda, kanda artan tiroksin derişimi, hipofizden daha fazla tirotropik hormon salgılanmasını inhibe eder. Diğer bir ifadeyle, hipofiz, kandaki düşük tiroksin düzeyine, tiroyit aktivitesini attırıcı bir kimyasal haberci göndererek tepki gösterir.

Fakat tiroyit daha aktif hale gelince, üretilen fazla miktardaki tiroksin, hipofize tirotropik hormon salgılanmasının artık azaltılabileceğini söyler. Böylece, tiroyitten hipofize bir bilgi geribildirimi vardır. Hipofiz tiroyit üzerinde kontrol uygular ve tiroyit de buna karşın hipofiz üzerinde bir çeşit kontrol uygular. Her biri, diğerine kimyasal haberciler gönderir. Fakat dikkat ediniz ki, hipofizden tiroyite giden mesaj, uyarıcı, buna karşın tiroyitten hipofize geribildirim, negatiftir. Hipofiz, sistemi hızlandırmak, tiroyit ise yavaşlatmak eğilimindedir. İki zıt güç arasındaki etkileşim -bu bölümde sıkça gördüğümüz antagonistik strateji- son derece duyarlı olarak dengelenmiş bir kontrol sistemi oluşturur.

Hipofizin adrenal korteks ve gonatlarla olan etkileşimi, tiroytle

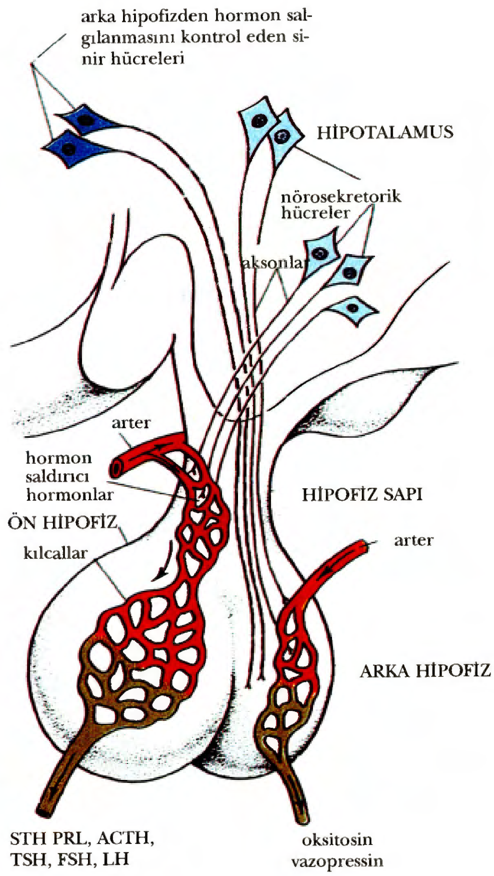
olan etkileşimine benzer. Hipofiz, düşük kortikal hormon düzeyine daha fazla ACTH salgılayarak, düşük eşey hormonları düzeyine de daha fazla gonadotropik hormon salgılayarak tepki gösterir. Sonuçta kortikal hormonların ya da gonadotropik hormonların derişiminde meydana gelen yükselme, hipofizden daha fazla salgı yapılmasını durdurur.

Diğer endokrin bezlerin düzenleyicisi olarak önemi olan ön hipofizin, şimdiye dek bilindiği kadarıyla, pankreasın, adrenal medullanın ya da paratiroyitlerin kontrolünde bir rolü yoktur. Hem pankreas hem de adrenal medulla, kısmen sinir sistemi tarafından kontrol edilirler (pankreas, aynı zamanda adrenalinden de etkilenir). Paratiroyitlerin ise esas olarak kandaki kalsiyum iyonu derişimi tarafından kontrol edildiği düşünülmektedir.

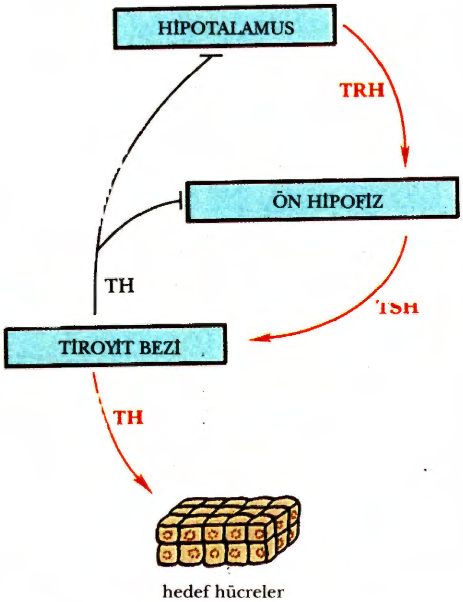
Hipotalamusun kontrol işlevi Ön hipofiz ile diğer endokrin bezler arasındaki hassas dengeli geribildirim etkileşimi, düzenleyiciyi düzenleyen tek faktör değildir. Durum zaman zaman değiştirilebilmelidir. Örneğin birçok hayvanda, bir önceki bölümde incelediğimiz bitkilerde olduğu gibi, yıllık üreme döngüleri vardır ve yine bitkilerde olduğu gibi, gün uzunluğu genellikle kritik başlatıcıdır. Farzedin ki bir hayvan, ilkbaharda günlerin uzamasını algılıyor ve gonatları daha fazla eşey hormonu salgılıyor. Nasıl oluyor da bu hayvanın uyarıyı -günlerin uzaması- algılaması, bunun endokrin bezlerini etkiliyebiliyor? Uyarının algılanması sinir sistemiyle ilgilidir ve ne ön hipofize ne de gonatlar gibi endokrin bezlere sinirsel bir bağlantı vardır. Fakat hipotalamus ile arka hipofiz arasındaki etkileşimde gördüğümüz gibi, sinir dokusu hormon üretme yeteneğine sahiptir. Kimyasal termostatın uygun biçimde "ayarlanmasıyla" ilgili sinirsel bilgilerin toplanmasını ve entegre edilmesini sağlayan esas kontrol merkezi hipotalamustur. Bu bilgileri alan hipotalamusun suprakiasmatik çekirdeği ise, vücudumuzun günlük aktivitelerini düzenleyen ritimleri yaratır.

Şekil 22.15'de gösterildiği gibi, aralarında hiçbir doğrudan fiziksel bağlantı bulunmamasına karşın, hipotalamustan salgılanan hormonlar, ön hipofizin hormon salgılamasını düzenlerler. Hipotalamustaki nörosekretorik hücreler hormon sentezleyip bunu kendi aksonları boyunca sapta yer alan kılcal damar ağlarına iletirler. Sapın kan dolaşımı ile ön hipofiz arasında olağandışı bir bağlantı vardır. Sapa gelen arterler, kılcallara ayrılır ve bunlar da, sonunda hipotalamusu terkeden çeşitli venleri oluşturmak üzere birleşirler. Fakat, venlerin çoğunluğunun aksine, bunlar, doğrudan venöz sistemin daha geniş bir dalıyla birleşmezler. Bunun yerine, aşağı doğru, ön hipofize ilerleyip burada ikinci bir kılcal damar ağı oluştururlar. Böylece, saptaki kılcallar içine salgılanan hormonlar, ön hipofizdeki kılcallara iletilirler (Şekil 33.15).

Daha önce de vücudumuzda dolaşımın birbirini izleyen biçimde yerleşmiş iki kılcal damar ağının bağımlı olduğu yerlerle karşılaşmıştık. Isı alış verişinin yapıldığı testis kılcalları, böbrek nefronları (burada ağlardan biri glomerulusu oluştururken, diğeri tubulleri sarmalar) ve hepatik portal sistem (burada bağlardan biri bağırsak duvarının içinde, diğeri karaciğerdedir) böyle bölgelerdir. Bu yerlerin her birinde özel dolaşım tipi, önemli bir işlevsel düzenleme sağlar. Örneğin hepatik portal sistemde, birinci kılcal ağda kana geçen birçok



33.15. Hipofiz ile hipotalamus arasındaki bağlantılar
Hipofiz ve hipotalamus çok yakın bir ilişki içindedirler. Hipotalamustaki bazı sinir hücreleri doğrudan kılcal damar ağına hormonlar salgılar; bunlar da daha sonra ön hipofizdeki bir başka kılcal damar ağına boşalırlar. Bu biçimde iletilen hormonlar ön hipofizde sentezlenen hormonların salgılanmasını düzenlerler. Hipotalamustaki başka sinir hücreleri, hormonlar sentezleyip bunları aksonları boyunca arka hipofize iletirler ve bu hormonlar, burada doğrudan kılcal damarların içine salgılanırlar. Arka hipofiz hücreleri bu hormonları kandan alırlar ve hipotalamustaki başka sinir hücrelerinden gelen elektrik sinyalleri tarafından uyarılıp salgılayıncaya kadar depo ederler.



33.16 Tiroyit bezinin geribildirim kontrolü
Hipotalamustan salgılanan tirotropik salgılatıcı hormon (TRH), ön hipofizi tirotropik hormon (TSH) salgılamak üzere uyarır. Bu da, tiroyit bezini tiroksin (TH) salgılamak üzere uyarır. Tiroksin, vücuttaki hedef hücreleri uyarır; fakat aynı zamanda hem hipotalamusu hem de ön hipofizi inhibe eder. (Renkli oklar uyarıcı etkileri, ucunda bar olan siyah çizgiler inhibe edici etkileri göstermektedir).

madde, ikinci kılcal ağda kandan uzaklaştırılır. Hipotalamus ile ön hipofizi birbirine bağlayan taşıyıcı sistem de görünürde benzer biçimde işlev görür. Böylece, vücudun iki temel kontrol sistemi -sinir ve endokrin- arasındaki ilişki daha kolay anlaşılabilir hale gelir.

Hipotalamus, ***salgılatıcı hormonlar*** adı verilen çeşitli özel peptit hormonlar sentezler. Bu hormonlar, taşıyıcı damarlar aracılığıyla doğrudan ön hipofize iletilirler ve buranın salgı aktivitesini düzenlerler. Böylece, TSH salgılatıcı hormon (TRH) -sadece üç amino asit uzunluğunda bir peptit-TSH'nın salgılanmasını uyarır; LH salgılatıcı hormon (on amino asit uzunluğunda) LH düzeyini kontrol eder; kortikotropik salgılatıcı hormon, ACTH salgılanmasını uyarır; büyüme hormonu salgılatıcı hormon, büyüme hormonu salgılanmasını uyarır, vb. Hipotalamus hormonlarının az bir kısmı, uyarıcı olmaktan çok inhibe edicidir. Örneğin prolaktin inhibe edici hormon, ön hipofizden prolaktin salgılanmasını inhibe eder. Bölüm 35'de daha ayrıntılı olarak göreceğimiz gibi, sinirsel ve hormonal kontroller, entegre bir kontrol sisteminin kısımlarıdır.

Hipotetik hayvanımızda, değişen gün uzunluğunun algılanmasıyla başlatılan tepkilerin sırası şimdi yeniden oluşturulabilir. Hayvan, ışığı duyu organlarıyla farkeder; duyu organlarından beyinin hipotalamusuna sinir impulsları iletilir; hipotalamus, kana gonadotropik saldırıcı hormon (GnRH) salgılar; bu hormon, ön hipofizi uyararak gonadotropik hormonları salgılamasını arttırır; gonadotropik hormonlar gonatları uyarıp daha fazla eşey hormonu salgılatırlar; ve eşey hormonları hayvanı çiftleşme mevsiminin aktivitelerine fizyolojik olarak hazırlarlar.

Hipotalamus, sadece sinir sisteminden endokrin sisteme iletilen bilgiler için giriş noktası değildir. Aynı zamanda, endokrin sistemden kaynaklanan geribildirim bilgilerinin en önemli iletim noktalarından biridir. Daha önce tartıştığımız tiroksindeki artışın ön hipofiz üzerinde yarattığı negatif geribildirim örneğini yeniden ele alalım. Tiroksin, muhtemelen, bir dereceye kadar negatif geribildirim etkisini doğrudan hipofiz üzerinde, TSH salgılamasını önleyerek göstermektedir; fakat daha büyük oranda, hipotalamusun TSH-salgılatıcı hormon salgılamasını inhibe ederek, dolaylı olarak etki etmektedir (Şekil 33.16). Benzer biçimde, diğer hormonların da negatif geribildirim etkileri hipotalamus aracılığıyla olmaktadır.

EPİFİZ (PİNEAL) BEZİ

Ön beyinin arka kısmında bir lob olan epifizin bezimsi görünümü, araştırıcıların uzun süre aklını karıştırmıştır. Aristo, bunun ruhun bulunduğu yer olması gerektiğini düşünmüştü; zira beyinin hep çift olarak bulunan diğer bölgelerinin (örneğin hipotalamusun sağ ve sol lobları) aksine, epifiz bezi tektir. Ancak yakın bir zaman önce epifiz bezinin endokrin işlevi gösterilebilmiştir.

Bazı aşağı omurgalılarda epifiz bezi göze benzer ve ışığa tepki göstererek hem sinir impulsları üretir hem de ***melatonin*** adı verilen bir hormon salgılar. Bu hormon, pigment granüllerinin melanoforların (pigment içeren hücreler) içinde yoğunlaşmasına yol açarak deri renginin açılmasını sağlar. Bu hayvanlarda epifiz bezinin, sirkadiyan ritmlerinin -yaklaşık her 24 saatte bir tekrarlanan aktivitelerkontrolüyle çok yakından ilgili olduğu (muhtemelen melatonin ara-

cılığıyla) gösterilmiştir. Kertenkelelerde, epifiz bezinin ışığa duyarlılığının yıldızlara bakarak yön tayin etmede bir rolü olabilir.

Memeli epifiz bezi de melatonin salgılar; fakat ışığa duyarlı hücreleri yoktur ve memelilerde melanoforlar da bulunmaz. Her ne kadar epifiz bezi beyinin bir kısmıysa da, esas (muhtemelen tek) innervasyonu kafatası boşluğunun dışından, enseden kaynaklanır. Böylece, memeli epifiz bezi ve bunun hormonu uzun zamandan beri bir bilmecedir.

Son birkaç yıldır toplanan deliller, epifiz bezinin ışık koşullarıyla ilgili sinirsel bilgiyi hormon salgısına dönüştüren bir nörosekretorik transdüser gibi işlev görüyor olabileceğine işaret etmektedir. Eğer bu görüş doğru ise dönüşüm şu şekilde olmaktadır: Aydınlık-karanlık döngüsüyle ilgili bilgi gözler tarafından alınır ve ilk önce (beyin yoluyla) ensedeki sinir hücrelerine gider ve buradan epifiz bezine yönlendirilir. Epifiz bezi, ışık miktarıyla ters orantılı olmak üzere, melatonin salgılayarak tepki verir. Melatonin ise ön hipofizden gonadotropik hormonların salgılanmasını etkiler. Bunu doğrudan yapıyor olabileceği gibi, dolaylı olarak, hipotalamusta bir peptitin salgılanmasına yol açıyor ve bu peptit de mesajı hipofize taşıyor olabilir. Melatoninin olağan etkisi görünürde inhibe edici bir etkidir. Örneğin sonbaharda, günler kısalınca artan melatonin üretimi, gonadotropik salgılanmayı durdurur. Böylece, gonatlar geriler ve hayvan üretken olmayan faza girer.

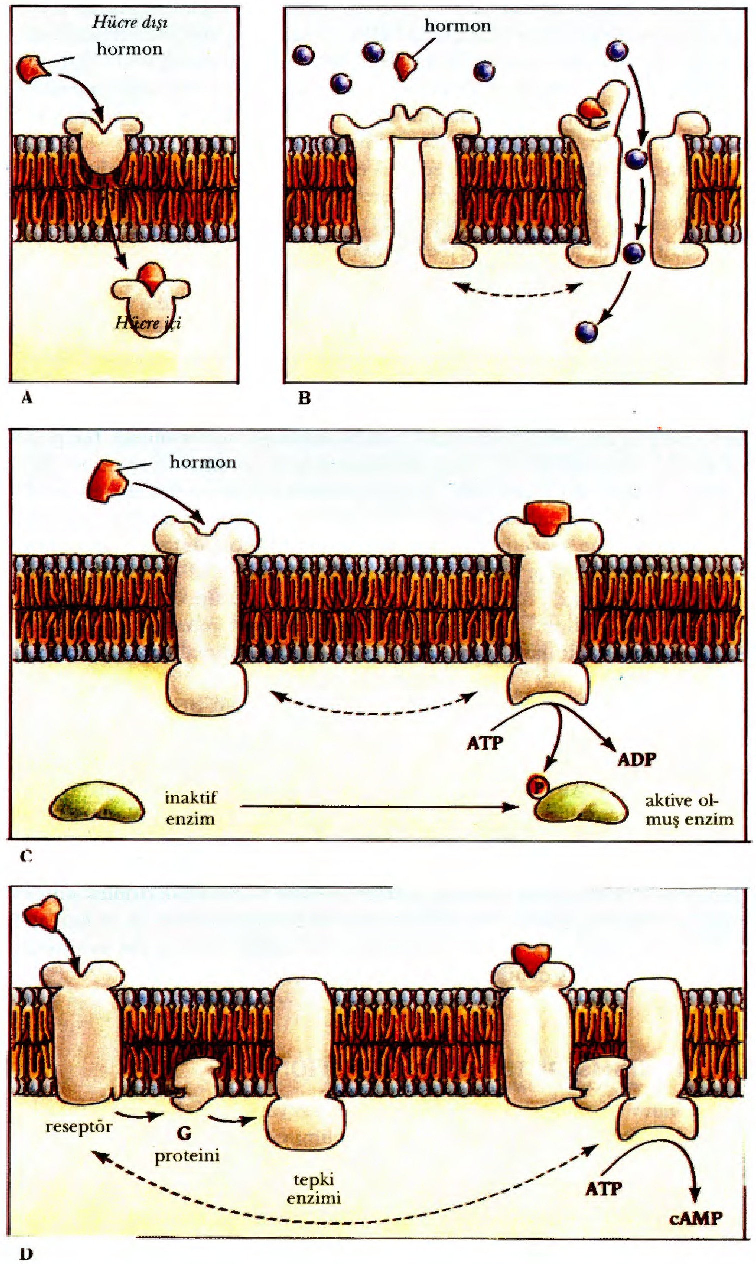
Sonbaharda çiftleşen hayvanlarda olayların sırası farklıdır. Bunun da ötesinde, melatonin bazen testisleri inhibe etmek yerine bunları uyarır. Melatoninin gonadları aktive ya da inhibe etmesi, muhtemelen bunun sirkadiyan ritmin neresinde salgılandığına bağlıdır.

Melatonin, beyinin hipotalamustan başka bölgelerini de, özellikle lokomotor ritimlerle, beslenme ritimleriyle ve diğer biyolojik ritimlerle ilgili bölgelerini etkileyebilir. Bu hormon en azından bir ciddi sendromda işe karışır: Tropiklerden uzakta yaşayan hatırısayılır sayıdaki insanda "kış depresyonu" görülür. Bu, aşırı melatonin üretiminin ya da melatonine karşı duyarlılık artışının bir sonucudur. Sabahları parlak ışık uygulaması, bu zarar verici durumu tedavi eder görünmektedir.

HORMONAL ETKİ MEKANİZMALARI

Memeli hormonlarının sayısı ve bunların işlevlerinin çeşitliliği çok büyüktür. Bu çeşitliliğe karşın, hücre içi iletişimde sadece çok sınırlı sayıda mekanizma rol oynar. Bu, somatik kontrol sağlayan bilgi iletişim stratejilerinden bazıları çok basittir, bazıları hücre zarıyla ilgili tartışmalarımızdan bilinmektedir (Bölüm 4) ve bazıları da sadece hormonal kontrole özgüdür.

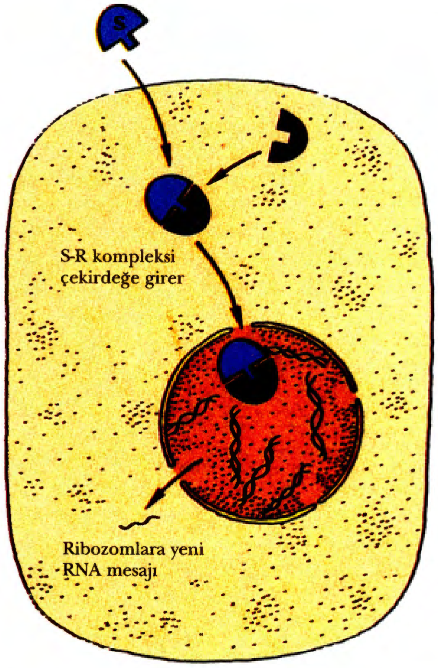
Son bölümde belirttiğimiz gibi, hormonlar, hedef hücrelere çeşitli yollarla girerler. Steroyit hormonlarda olduğu gibi, bazıları hücre zarını ya doğrudan ya da bir reseptöre bağlanarak katederler (Şekil 33.17). Bu reseptör kompleksi daha sonra, hormonun etkisini göstermesi için DNA'ya bağlanır. Az sayıda hormon hücre içine özel kanallar yoluyla girer. Bazıları da aktif olarak hücre içine taşınırlar. Son olarak da birçok hormon hücreye hiç girmeyip bunun yerine hücre dışı reseptörlere bağlanırlar. Hücre dışı bağlanma, bir hücre içi etki yaratır. Bu, ya zarda bir iyon kanalının açılmasıyla (Şekil 33.17B) ya da hücre içinde bir enzimi ya da ikinci haberciyi aktive ederek olur (Şekil 33.17C, D). Bir sonraki kısımda, bu çeşitli meka-



33.17 Hormonlar nasıl mesaj iletirler
Bir hormon, hedef hücresini, bazıları burada gösterilmiş olan çeşitli yollarla etkiler. Bir tip hormon, bir zar reseptörüne bağlanıp sitoplazmaya buna bağlı olarak girer (A). Bu tip hormon, hücre içine girdikten sonra mesajını, doğrudan ya da dolaylı olarak gen ifadesini değiştirerek ya da bir özgül kimyasal reaksiyon aracılığıyla iletir. Bir başka tip hormonun mesaj iletme yolu, ikinci bir maddenin hedef hücreye girişini kolaylaştırmaktır. Bu madde bazen, sinir hücrelerinin çoğunun iletişim yolu olan kimyasal kanallı kapılarda olduğu gibi, bir iyondur (B). Alternatif bir yol olarak, bir hormon zar proteinine bağlanıp bunu aktive edebilir. Bu da, zarın iç tarafında bir diğer maddenin oluşmasına ya da aktive olmasına yol açar. İnsulin bağlandığında olduğu gibi, bir hücre içi enzim aktive edilebilir (genellikle fosforilasyon yoluyla) (C) ya da bir tepki proteininin aktivasyonuyla bir hücre içi haberci meydana gelebilir (genellikle bir aracı (G proteini) yoluyla) (D). Burada gösterilen (ve metin içinde tartışılan) bu yolda, hormonun bağlanması adenilat siklazı aktive eder. Bu da ATP'nin cAMP adı verilen bir ikinci haberciye dönüşmesini katalizler.

nizmaların hücre metabolizmasını kontrol etmek üzere nasıl çalıştıklarını göreceğiz.

Hücre içinde de hormonal kontrol yöntemleri değişir. Testosteron gibi bazı hormonlar, DNA'ya bağlanırlar ve gen ifadesini doğrudan etkilerler ve sonuçta özgül enzimlerin yapımına yol açarlar. Adrenalin gibi diğer bazı hormonlar, mevcut enzimlerin aktivitesini kontrol ederler ya da etkilerini yapısal proteinleri değiştirerek gösterirler. Bir başka yöntem, farklı hormonların etkileşimini içerir; glukoz taşınması ve metabolizması üzerindeki zıt etkileriyle insulin ve glukagonda olduğu gibi. Bu yöntemlerin bazılarını aşağıda ayrıntılı olarak inceleyeceğiz.



33.18 Steroyit hormonların etki yolunun modeli Yağda çözünür hormon (S), plazma zarını geçebilir ve sitoplazmaya girer. Burada bir reseptör proteine (R) bağlanır ve kompleks daha sonra çekirdeğe girerek genler tarafından RNA sentezlenmesini etkiler. Yeni bir mesaj (yeni RNA halinde) ribozomlara gönderilir. Bunlar da, yeni RNA tarafından kodlanan proteinin sentezine başlarlar. Yeni protein, muhtemelen bir enzim, daha sonra hücrenin kimyasal aktivitesini etkileyecektir.

GEN İFADESİNİN DÜZENLENMESİ

Steroyit hormonlar, örneğin böceklerdeki ekdizon ve omurgalılarda adrenal korteks ve gonatlar tarafından üretilen hormonlar, zarları kolaylıkla geçip hedef hürenin sitoplazmasına girebilirler. Burada, steroyit (S) özgül bir stoplazmik reseptör proteine (R) bağlanır. Daha sonra kompleks, (S-R) çekirdeğe girer ve burada DNA'dan hangi RNA mesajlarının tercüme edilip (transkripsiyon) çekirdekten sitoplazmaya taşınacağını belirlemek yoluyla özgül genlerin aktivitelerinin düzenlenmesine yardımcı olur (Şekil 33.18). Diğer bir ifadeyle, hedef hücrenin genetik materyaliyle etkileşmek yoluyla steroyit hormonlar, çekirdekten ribozomlara protein sentezi (özellikle enzim sentezi) için hangi komutların gönderileceğini belirlerler.

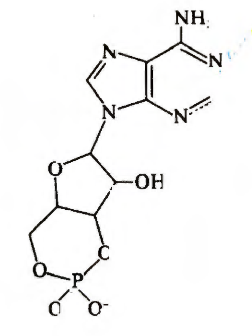
Zarlardan kolaylıkla geçip hücreye girebilen ve çekirdekte genlerin aktivitesini değiştiren ya da mitokondride enzim aktivitesini etkileyen ya da her ikisini birden yapan bir diğer hormon da tiroksindir.

İKİNCİ HABERCİLER

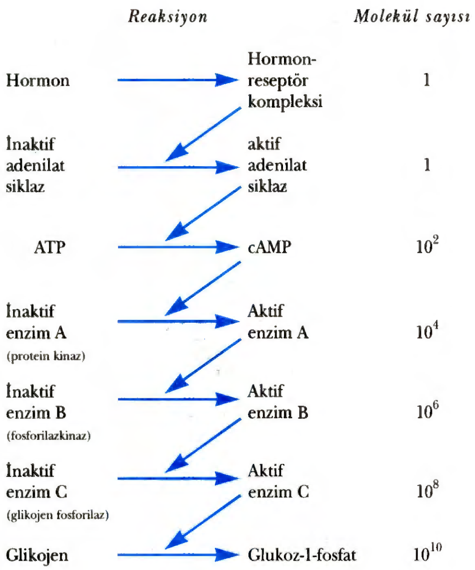
Siklik AMP'nin rolü 1960'larda hormonların hedef hücrelerini nasıl etkilediklerini anlama yönündeki girişimlerde heyecan verici ilerlemeler görüldü. Bu konuda önemli bir katkı, Western Reserve Üniversitesinden E.W. Sutherland ve T.W. Rall'den geldi. Bu araştırıcılar, glukagon ve adrenalinin, karaciğer hücrelerini kana daha fazla glukoz salgılamak üzere uyarma mekanizmasını araştırıyorlardı. Bu hormonların, hücre içinde siklik adenozin monofosfat -kısaca ***siklik AMP*** ya da cAMP (Şekil 33.19)- adı verilen bir bileşiğin derişimini arttırdığını keşfettiler. Bu bileşiğin de, glikojenin glukoza yıkımı için gerekli bir enzimin aktivasyonunu sağladığını buldular. Sonraki araştırmalar, glukagon ve adrenaline ek olarak, çok sayıda diğer hormonların, hedef hücrelerini cAMP derişimini arttırarak ya da azaltarak etkilediklerini ortaya koymuştur. Bu çalışma, şimdi Vanderbilt Üniversitesinde olan Sutherland'a 1971'de Nobel Ödülü kazandırmıştır.

Kuşkusuz, isminden tahmin ettiğiniz gibi, cAMP, ATP'yle (adenozin trifosfat (Şekil 6.2, sayfa 163'e bakınız) ilgili bir bileşiktir.

Doğada çok yaygın olarak dağılmış olan cAMP, çalışılan hemen tüm hayvan dokularında (omurgalı ve omurgasız) ve bakterilerde bulunmuştur. Canlı hücrede ATP'den, ***adenilat siklaz*** adı verilen ve hücre zarının içinde yerleşmiş olan bir enzimin katalizlediği bir reaksiyonla sentezlenir.



33.19 Siklik AMP



33.20 Glukoz yapımının hormonal uyarımı

Aralarında glukagon ve adrenalinin de bulunduğu birçok hormonun, aslında hedef hücrelere girmeyip hücre zarı üzerindeki reseptör bölgeleriyle zayıf bağlar yaptıkları yönünde kanıtlar artınca, hormonal kontrolün ***ikinci haberci modeli*** önerildi. Bu modele göre, bir hücre dışı birinci haberci, ki hormonun kendisi, bir endokrin bezden hedef hücreye gider ve burada bir hücre içi ikinci habercinin, genellikle cAMP, yapımını uyarır. Biraz daha ayrıntılı olarak; hormonun hedef hücrenin zarının dış yüzeyindeki oldukça özgül reseptör bölgesine bağlanması, adenilat siklazı aktive eder, bu da zarın iç yüzeyinde daha fazla cAMP yapımını katalizler (Şekil 33.17D). Daha sonra da, miktarı artmış olan cAMP, sitoplazmik enzim sistemleriyle etkileşime girer ve hormonal uyarıma karşı hücrenin tipik tepkilerini başlatır. Diğer bir ifadeyle, ilk hücre dışı sinyal (hormon ya da birinci haberci), hücrenin kimyasal düzeneğinin daha kolay anlayabileceği bir hücre içi sinyale (cAMP ya da ikinci haberci) dönüştürülür. Şimdi artık biliyoruz ki, bir sinyal iletim proteini, üç birimli bir guanin bağlayıcı protein (G proteini; Şekil 33.17D), bu zincirde yer alır ve farklı hormon reseptörlerinin farklı etkiler göstermesini sağlar -örneğin siklazı inhibe etmek ya da farklı bir ikinci haberci sistemini aktive etmek gibi.

Karaciğerde glukagonun ya da adrenalinin etkisiyle glukoz üretiminin artışı, artan cAMP miktarının hücreyi etkilemesine bir örnektir. Burada cAMP, protein kinaz adı verilen bir enzim grubunu aktive eder. Aktive olan protein kinaz da ikinci bir enzimi, bu da üçüncü bir enzimi aktive eder. Bu enzim ise glikojenin glukoza yakımındaki ilk reaksiyonu katalizler. Hormon-reseptör kompleksinin oluşmasıyla başlayan bu olaylar zincirini Şekil 33.20'de görüldüğü gibi şematize edebiliriz.

Bu, enzimce kataliz edilen reaksiyonlar zinciri, kademeli dizi reaksiyonlara bir örnek olup, başlangıçtaki hormon bağlama olayının etkilerinin büyük ölçüde ***amplifikasyon***unu sağlar. Bir enzim tekrar tekrar kullanılabildiği için, bir tek aktif adenilat siklaz molekülü, yaklaşık 100 cAMP molekülünün yapımını katalizleyebilir. Yapılan bir cAMP molekülü de, kabaca 100 enzim A molekülünün yapımını başlatabilir, vb. Bunun net sonucu olarak, bir tek glukagon ya da adrenalin molekülü, sadece bir ya da iki dakika içinde 10^{10} (10 milyar) glukoz molekülünün oluşmasını sağlayabilir. Böylece, iletişimin neden çok az hormon miktarı gerektirdiğini de görmüş oluyoruz.

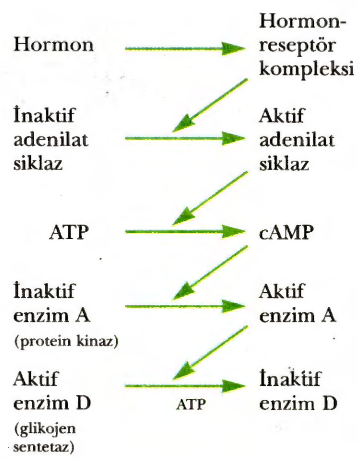
Yukarıdaki reaksiyonlar dizisi bir hedef hücrenin glukagon ya da adrenalin tarafından uyarılmasının tek sonucu değildir. Bu hormonlarla ilgili önceki tartışmalarımızdan hatırlayacağınız gibi, glukoz serbestleşmesi, bu hormonların kan şekeri düzeyini arttırmalarını sağlayan çeşitli yolların sadece bir tanesidir. Bunların önemli etkilerinden bir başkası, glikojen sentezini inhibe etmeleridir. Bu etki, şimdi tartıştığımız etki gibi, cAMP tarafından aktive edilen protein kinaza bağımlıdır. Daha önce glukoz yapımı için gerekli bir enzimi aktive ettiğini gördüğümüz protein kinaz (enzim A), burada bir enzimi inaktive etmekte ve böylece glukozun glikojene dönüşmesini engellemektedir (Şekil 33.21). Protein kinazın adenilat siklaz sisteminin aracılık yaptığı tüm hormonal etkilerde temel bağlayıcı faktör olduğu yolunda tatmin edici miktarda kanıt vardır.

Hem glukagonun hem de adrenalinin, incelediğimiz olayı başlatabildiklerini gördük. Bu iki hormon, aslında kimyasal olarak oldukça farklıdır. Adenilat siklaz üzerinde nasıl oluyor da aynı etkiyi yapıyorlar? Cevap şudur: Her ne kadar ikisi de zar üzerinde farklı reseptör moleküllere bağlanıyorlarsa da, her iki tip reseptör de adenilat siklazı aktive etme kapasitesine sahiptir. Böylece iki hormon aynı etkiyi gösterirler. Fakat bu, sadece karaciğer için doğrudur; bu iki hormonun kas üzerindeki etkisi aynı değildir. Adenilat siklaz yoluyla etki eden adrenalin, kas hücrelerinin glikojenden glukoz yapımını uyarabilir; fakat glukagon bunu yapamaz çünkü kas hücrelerinin zarında glukagon reseptörleri yoktur.

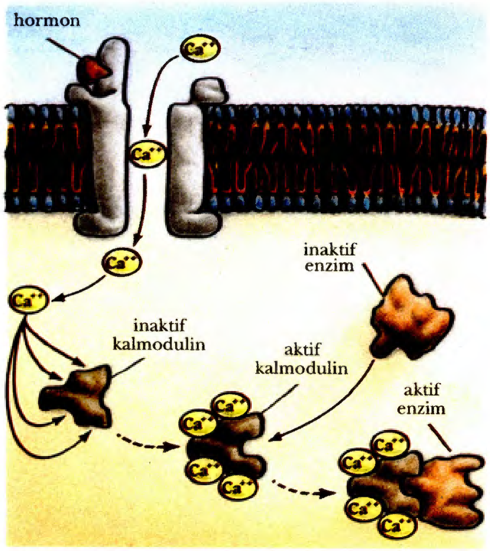
Bu glukoz düzenlenmesi örneğinden çeşitli önemli sonuçlar çıkartabiliriz. Birincisi, belirli bir hücre tipinin bir hormondan etkilenmesi -yani o hormonun hedefi olup olmadığı- hücre zarında reseptörlerin bulunup bulunmamasına bağlıdır. İkincisi, eğer bir hücrede farklı hormonlar için siklaz aktive edici reseptörler varsa, o hücre, iki ya da daha fazla farklı hormona aynı tepkiyi gösterir. Hormonlar sadece reseptörler için özgüldürler; bağlanmalarının, G-proteini ve ikinci haberci aktivasyonu aracılığıyla başlattığı reaksiyonlar için değil.

Hormon reseptörlerinin hücreye özgül dağılımı, adenilat siklaz sistemine bağımlı birçok farklı hormonun (glukagon ve adrenaline ek olarak gastrin, sekretin, paratiroyit hormon, kalsitonin, ön hipofizin tropik hormonları ve hipotalamustan salgılanan salgılatıcı hormonların en azından bazıları), her hücredeki ilk etkilerinin adenilat siklazın aktivasyonu olmasına karşın, nasıl kendilerine özgü hedef hücreleri olduğunu açıklamaya yardımcı olur. Cevaplaması çok daha zor olan soru ise, farklı hücrelerin cAMP içeriklerindeki değişikliklere neden bu kadar farklı tepkiler gösterdikleridir. cAMP artışının neden tiroyit hücrelerinde tiroksin yapımında, adrenal korteks hücrelerinde kortizon yapımında, karaciğer hücrelerinde glukoz yapımında ve uterus hücrelerinde protein sentezinde artışa yol açması gerektiği hiçbir biçimde açıklanamaz. İki varsayım yapılabilir. Birincisi, hücrede çok sayıda farklı kimyasal olayın cAMP tarafından düzenleniyor olmasıdır ki, bu varsayımı destekleyen bol miktarda bulgu vardır. İkinci varsayım, bir hücrenin değişen cAMP derişimine vereceği tepki, onun kendi kimyasal bileşimine bağlıdır. Tiroyit, adrenal, karaciğer ve uterus hücreleri farklı kimyasal profillere sahiptirler. Böylece, hormonun yol açtığı cAMP artışı, bu dört hücre tipinin her birinde farklı enzim sistemlerini etkileyecek ve artışın etkileri de buna göre farklı olacaktır.

Hormonlar dışında çeşitli kimyasallar da, hücreleri, cAMP düzeyini değiştirerek etkilerler. Bunlardan bazıları, örneğin histamin, adenilat siklaz yoluyla çalışırken diğerleri, cAMP'yi parçalayan enzim olan ***fosfodiesteraz*** üzerinde etkili olurlar. Normal bir hücrede, cAMP derişimini kontrol altında tutan bu enzimden her zaman belli bir miktar bulunur. Böylece, eğer adrenalin cAMP derişiminde bir artışa yol açarsa, hormon ortadan kalkar kalkmaz fosfodiesteraz normal düzeye geri dönüşü sağlar. Bu enzimi inhibe edebilen bir kimyasalın, örneğin kafein, ya da bu enzimi aktive edebilen bir kimyasalın, örneğin nikotin, hücrede cAMP düzeylerini önemli ölçüde etkileyeceği gayet açıktır.



33.21 Glikojen sentezinin hormonal inhibisyonu



33.22 Kalmodulinin aktivasyonu
Bir hormonun zardaki reseptörüne bağlanması ya da bir hücre içi ikinci habercinin ER üzerindeki reseptörüne (gösterilmemiş) bağlanması sonucunda hücreye giren Ca^{++} iyonları, kalmodulinin dört Ca^{++} bağlayıcı bölgesine bağlanarak bunu aktive ederler. Ca^{++}-kalmodulin kompleksi ise, hücredeki bir ya da daha fazla özgül enzime bağlanarak bunları aktive eder.

İlk keşfedildiğinde cAMP'nin ikinci haberci olarak oynadığı rol bazı araştırıcıları o kadar etkilemiştir ki, bunlar, cAMP'nin, hormonların ve diğer hormon benzeri bileşiklerin etkilerinde muhtemel bir evrensel aracı olduğunu düşünmüşlerdir. Kısa bir süre sonra bu fikrin doğru olmadığı gösterildi. Örneğin insulinin (etkisi glukagonunkine ve adrenalininkine antagonisttir) temel etkisi cAMP derişiminde bir değişiklik değil; fakat doğrudan hücre içi enzimleri etkilemektir. Çeşitli başka kontrol kimyasalları (özellikle sinir sisteminde asetilkolin ve ANF hormonu) GTP'yi cGMP'ye çevirerek etki ederler. Fakat cGMP ikinci haberci sisteminin ayrıntıları henüz tam anlaşılmış değildir.

İkinci haberci olarak iyonlar Daha önce söylediğimiz gibi, hücre metabolizması üzerindeki etkilerini hücrenin içine girmeden gösteren hormonlar, bunu ya bir ikinci haberciyi aktive ederek, ya da bir iyon kanalını açarak başarırlar. Gerçekte, cAMP sistemi ve iyon kanalı stratejisi o kadar yakından bağlıdır ki, bu iyonları da ikinci haberciler olarak düşünmek mantıklı olacaktır.

Şimdiye kadar en yaygın olarak bilinen ikinci haberci iyon Ca^{++}'dur. Kalsiyum iyonlarının bu işlevi görmesini sağlayan, Ca++'un sitosoldeki derişiminin normalde düşük tutulmasıdır: Ca++ iyonları hem ER içine, hem de hücre dışına aktif olarak pompalandıkları gibi, mitokondri tarafından alınıp depolanırlar ve sitosolde serbest olarak bulunan çeşitli moleküllere bağlanırlar. Bunun sonucunda, bir hormon, özgül reseptörüne bağlanıp zarda bir Ca^{++} kanalını açınca, güçlü elektrokimyasal gradiyent nedeniyle Ca^{++} iyonları içeri hücum ederler. Diğer hormonlar, bir lipit ikinci haberciyi -inozitol trifosfat- aktive ederek (G-proteini kompleksi yoluyla) etki ederler. Bu ikinci haberci, ER'ye difüze olarak buradaki kapılı Ca^{++} kanallarının açılmasını sağlar. Her iki halde de Ca^{++} iyonları bazı hücre içi enzimlere bağlanıp bunları aktive ederler. Bunlardan en yaygın olarak bulunan ve en iyi bilineni, 148 amino asitten oluşan ***kalmodulin***dir. Ca^{++}- kalmodulin kompleksi, daha sonra kontrol edilmekte olan sistemin enzimlerini aktive eder (Şekil 33.22). Bu hücrede hangi enzimlerin düzenleneceği, o hücrenin tipine, diğer bir ifadeyle, o hücrede aktif olan genlere bağlıdır. cAMP gibi kalmodulin de farklı hücrelerde farklı enzim gruplarını kontrol eder.

İyon kanalı ve Ca^{++}- kalmodulin kompleksinin işleyişi kas hücrelerinde görülebilir. Adrenalin, kas hücrelerini aktiviteye hazırlamak için glikojenin glukoza yıkımını uyarırken sadece cAMP'yi değil Ca^{++}'u da ikinci haberci olarak kullanır. Adrenalinin özgül reseptörüne bağlanması, bir Ca^{++} kanalını açar, sonuçta oluşan kalmodulin kompleksi fosforilaz kinaza bağlanır. Bu enzim ise, glikojeni glukoz -1- fosfata dönüştürüp bunu glikolitik yola gönderen enzim olan glikojen fosforilazı aktive eder. Böylece kasta, glukoz yapımını uyarmak için hem cAMP hem de aktive edilmiş kalmodulin gereklidir; aktive edilmiş kalmodulinin fosforilaz kinaza bağlanması, kinazın aktivasyonunun bir kısmıdır. cAMP, aktif kalmodulin ve çeşitli enzimler arasındaki bu etkileşim, karmaşık organizmaların kimyasını oluşturan bağlantılar hakkında bize bir ipucu verir.

ÇEŞİTLİ HORMONLARIN ETKİLEŞİMİ

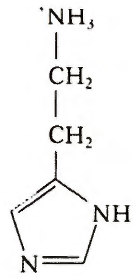
Bir hormonun diğer bir hormonu tetiklediği ya da kontrolü sağlamak için iki hormonun sinerjetik ya da antagonistik olarak etki ettikleri birçok durum gördük. Bir sonraki bölümde çeşitli örneklerini göreceğimiz antagonist etkileşim, nispeten daha yaygındır. Bir metabolik olay (örneğin bazı maddelerin kandaki derişimleri) bir hormon tarafından arttırılırken, diğeri tarafından azaltılacaktır. Bu tip bir kontrol mekanizmasının, tek bir hormon kullanmaya göre en az iki avantajı vardır. Birincisi hızdır. Bir olayı durdurmak için bir antagonist salgılamak, uyarıcı hormonun ortadan kalkmasını beklemekten daha hızlıdır. İkinci avantaj duyarlılıktır. Bir hormonun diğerine oranına bağımlı olan bir sistem, tepki göstermek açısından çok duyarlı olabilir. Hatta bu durum, vücudun, dolaşım azlığı ya da reseptörler tarafından tutulma gibi nedenlerle, mutlak hormon derişimlerinin düşük olduğu bölgelerinde de geçerlidir.

LOKAL KİMYASAL ARACILAR

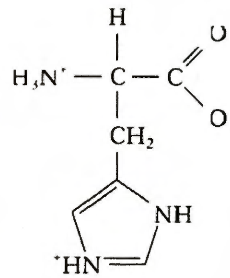
Geçerli tanımımıza göre, hayvan hormonları, hormon sentezi için özelleşmiş organlar tarafından yapılan maddelerdir; dolaşım sistemi tarafından taşınırlar ve hedef doku üzerinde çok yüksek özgüllükte etkiler yaparlar. Nörotransmitterleri (bir sinir hücresinden diğerine ya da bir kas hücresine mesaj ileten asetilkolin gibi kimyasalları) bu tanımın dışında bıraktık. Çünkü bu haberleşme kimyasalını yapan hücre, bunu doğrudan hedef hücre üzerine salgılar ve meydana gelen etki, hedefte metabolik aktiviteden çok elektriksel aktivite değişikliğidir. Endokrin sistem hormonlarının uzun mesafeli kimyasal etkileri ile nörotransmitterlerin hücreden hücreye doğrudan elektriksel etkileşimleri arasında bir yerde lokal kimyasal aracıların etkileri yer alır. Bu maddeler, özelleşmiş kimyasal kontrol organlarına ait olmayan hücrelerden salgılanırlar ve bazen o kadar çabuk ortadan kaldırılırlar ki, ancak çok yakındaki hücreleri etkileyebilirler. Bazen de kan akımıyla uzak hedeflere taşınabilirler.

Histamin Herhalde en iyi bilinen lokal kimyasal aracı, bir histidin amino asidi türevi olan histamindir (Şekil 33.23). Bölüm 15'de gördüğümüz gibi, histamin, esas olarak bağ dokudaki mast hücreleri tarafından yapılır. Bu hücreler, histamini büyük veziküller içinde depo ederler ve bölgede bir yaralanma ya da toksik madde saptadıkları zaman bunu salgılarlar. Histamin, bölgedeki kılcal damarların genişlemesini ve geçirgenliklerinin artmasını sağlar. Böylece bölgeye daha fazla kan geçmesi ve bağışıklık sistemi hücreleri ile hücre onarım sistemi hücrelerinin kılcalları terkedip yardıma gerek duyan dokuya ulaşması sağlanır (kuşkusuz, damar dışına sızan sıvılar aynı zamanda şişmeye de neden olurlar). Histaminin bölgeye çektiği bu onarım hücreleri, histamini inaktive edici bileşikler salgılarlar.

Bir soğuk algınlığının en bariz etkilerinden biri -burun dokusunun yaygın olarak şişmesi- histamin salgılanmasının sonucudur ve bu nedenle antihistaminler kısmen belirti giderici yarar sağlarlar. Allerjik reaksiyonların çoğu (bunların arasında yabanarısı ya da balarısı zehirlerine karşı reaksiyon da vardır), bağışıklık sistemindeki bir aksaklığı izleyen kontrolsüz histamin salgılanması sonucudur. Kan sıvısının dokulara geçmesi, kan basıncında düşüşe yol açar ve dokuların şişmesi bazen havanın akciğerlere akışını engeller. Ciddi bir allerjik

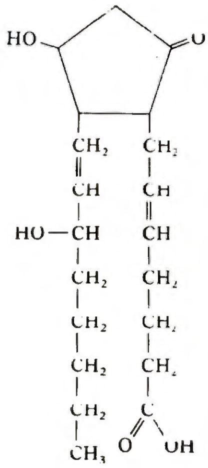


Histamin

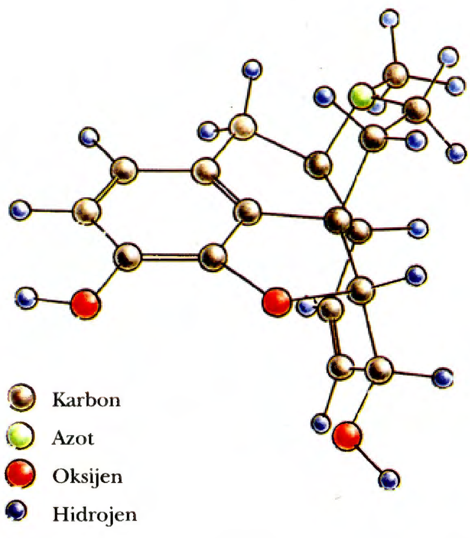


Histidin

33.23 Histamin ve öncülü histidin



33.24 Prostaglandin E



33.25 Morfin
Oldukça bükülmüş yapıdaki molekül, dört tane altı üyeli halkaya ve bir tane beş üyeli halkaya sahiptir.

reaksiyon, hemen adrenalin enjekte edilmezse öldürücü olabilir. Hatta saman nezlesi gibi hafif reaksiyonlar bile zayıf düşmeye yol açabilir.

Prostaglandinler 1957'den beri, dikkatler prostaglandinler adı verilen bir grup madde üzerine odaklandı. Bunlara ilk keşfedildikleri yer olan prostata izafeten ad verilmişse de, artık birçok hayvan dokusu tarafından salgılandıkları bilinmektedir. Prostaglandinler şaşırtıcı ölçüde çok çeşitli etkiler gösterirler. Bunlar arasında sayabileceklerimiz şunlardır: Düz kasların kasılması ya da gevşemesi, kan damarlarının daralması ya da genişlemesi, bağırsak hareketlerinin uyarılması, sinir sisteminde sinaptik iletimin değiştirilmesi, yangı cevabının uyarılması ve ağrı algılanmasının arttırılması. Aspirinin yangıya ve ağrıya karşı etkisi, en azından kısmen, prostaglandin sentezini inhibe etmesinin bir sonucudur.

Prostaglandinler (Şekil 33.24) hücre zarındaki fosfolipitlerden sürekli olarak sentez edilirler ve kan akımına ya da çevredeki sıvılara verilirler.

Etkileri, sentez hızlarındaki değişmeye bağlıdır. Sentez hızı ise oldukça büyük çeşitlilik gösteren uyarımlarla kontrol edilir. Örneğin hormonlar, sinir impulsları, mekanik uyarımlar, oksijen yokluğu bu uyarımlardan bazılarıdır. İlginç olanı prostaglandinlerin komşu hücreleri olduğu kadar, kendilerini yapan hücreleri de etkilemeleridir. Bazı durumlarda, hormonlar gibi kanda dolaşarak uzak hedeflere kan akımıyla taşınmaksızın ulaşırlar. Örneğin erkek seminal veziküllerinden salgılanan semen içindeki prostaglandinler, dişide uterus kaslarında kasılmalara neden olurlar.

Prostaglandinler hedef hücre üzerindeki reseptörlere bağlanırlar. Çeşitli hücrelerdeki etkileri üzerinde yapılan çalışmalar, genellikle uygun uyarıcı hormonların etkisini taklit ederek ve cAMP mekanizmasının bir çeşidini kullanarak etki ettiklerini ortaya koymuştur. Histamin gibi bunlar da sürekli olarak, hücreler arası sıvıdaki ve hücre zarındaki enzimlerle parçalanırlar.

Nitrik oksit En yeni keşfedilen lokal kimyasal aracı nitrik oksittir. Bu gazın bağışıklık sisteminde makrofajlar tarafından yabancı hücreleri öldürmekte kullanıldığını daha önce görmüştük. Bu çok yönlü maddeyi sinir sistemiyle bağlantılı olarak da ileride inceleyeceğiz. Keşfedilmesi oldukça gecikmiştir çünkü nitrik oksit salgılandıktan birkaç saniye sonra başka kimyasallara dönüştürülür ki, bu özellik hem transmitterlerinkine hem de kısa mesafede etkili hormonlarınkine uyar. Salgılanınca, kan damarları boyunca uzanan hücrelerden bunları çevreleyen düz kaslara gider ve bunların gevşemesini sağlar. Böylece kan basıncını düşürür.

Endorfinler Hormonlarla nörotransmitterleri ayıran sanal çizgiye yakın olarak endorfinler de yer alılar. Hormonlar gibi, kan akımıyla taşınarak belirli uzaklıklardaki hücreleri de etkileyebilirse de asıl hedefleri sinir hücreleridir ve metabolik aktiviteyi değil elektriksel aktiviteyi etkilerler. Bu bileşik grubunun keşfi, yüksek ölçüde bağımlılık yaratan ağrı dindirici ilaçlar grubu olan opiatlar üzerinde yapılan araştırmaların sonucunda gerçekleşmiştir. En sonunda, morfin (Şekil 33.25) gibi opiatların sinir hücreleri üzerindeki özgül reseptörle-

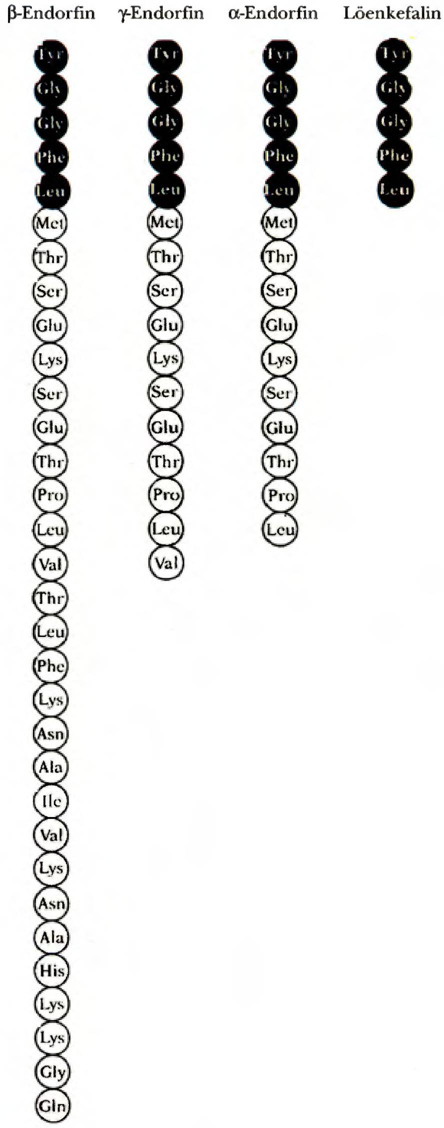
re bağlandığı anlaşılmıştır. Araştırıcılar, reseptörlerin doğal olarak bulunan kimyasalları bağladıklarını öğrenmiş olduklarından, arayış, vücutta sentezlenen ağrı dindirici opiatlar olabileceği düşünülen bu tip kimyasallara yöneltilmiştir. Arayış başarılı olmuştur. Şimdi, vücudumuzun, opiat reseptörlerine bağlanan yarım düzineden fazla polipeptit sentezlediği bilinmektedir. Bunlardan iki kısa zincirli polipeptit, tüm sinir sistemi boyunca sinir hücreleri tarafından yapılırlar. Bu ikisiyle aynı terminal dizilişine sahip olan diğerleri ise (Şekil 33.26) ön hipofizde sentezlenirler. Ortak terminal dizilişi, bunların neden aynı reseptörlere bağlandığını açıklayabilir. Zincir uzunluğundaki farklılıklar ise bunların aktivitelerindeki çeşitliliği yaratır. Neden bu kadar çok farklı endorfin bulunduğu ve bunların hedef hücrelerle nasıl etkileştikleri henüz anlaşılmamıştır.

HORMONLARIN EVRİMİ

Çok hücreli organizmaların organizasyonunda görülen en yaygın eğilimlerden biri, belirli hücrelerin ve hücre gruplarının özelleşmesidir. Böyle bir özelleşmenin evrimleşmesiyle ilgili iki nokta akılda tutulmaya değerdir. Birincisi, birçok basit organizma, taşıma, su dengesi, büyümenin kontrolü, vb., gibi konularda daha karmaşık bitki ve hayvanlarla aynı sorunlarla karşılaşırlar. Dolayısıyla, bu özelleşmemiş organizmalardaki her hücre, birçok farklı görev üstlenmek zorundadır. İkincisi, evrim normalde mevcut sistem ve yapıların modifiye edilmesi ya da yeniden oluşturulmasıyla (building on) ilerler. Bu nedenle, daha az özelleşmiş organizmalarla paylaştığımız sorunlardan bazılarının, bu organizmalar tarafından daha basit yollardan çözülmüş olması olasıdır ve bazı durumlarda bu çözümler, bizim şimdi kullanmakta olduğumuz hassas mekanizmalar için hammadde görevi görmüşlerdir.

Hormonal kontrol, bu noktaların her ikisini de içerir. Özelleşmiş endokrin organları olan hayvanlar dahi, daha basit atalarında bulunması beklenen özelleşmemiş iletişim ağlarına sahiptirler. Bez yapısında olmayan çeşitli hücrelerin, örneğin histamin aracılığıyla, nasıl haberleşebildiklerini gördük. Daha karmaşık bir örnek insulin olup, bu hormon, vücudun henüz incelemediğimiz bilgi işleme sisteminde bazı roller oynar. Kandaki insulinin beyine girmesi kalın bir zarla - kan - beyin seddi - büyük ölçüde engellenir. Fakat buna rağmen beyin, insulin reseptörü taşıyan hücrelerle doludur; zira insulin beyin hücrelerinin kendileri tarafından salgılanır ki bu hücreler, sadece insulin üretmek üzere özelleşmiş olan pankreas hücrelerine göre daha az özelleşmişlerdir. Bu lokal insulin üretimi, beyinde, vücuttaki şeker metabolizmasından oldukça bağımsız bir düzenleyici işlevi görür.

Bu özelleşmemiş insulin iletişim yolunun gerçekten basit atalardan kalan bir miras olduğu fikri bu hormonun böceklerde, protozoada, mantarlarda ve hatta E. *coli* gibi prokaryotlarda bulunduğunun keşfedilmesi üzerine önerilmiştir. E. *coli* insulini insan insulinine o kadar benzer ki, insan yağ hücrelerinde glukoz oksidasyonunu uyarır ve böylece standart insulin aktivitesi testini de geçer. Böylece, çok muhtemeldir ki insulin, omurgalı pankreası evrimleşmeden önce bez kökenli olmayan bir haberci olarak ortaya çıkmıştır ve bunun karmaşık organizmalarda aktivite çeşitliliğinde görülen artış, basit organizmalardaki rolünün gelişmesidir. İnsulin ve bunun reseptörü, birçok başarılı evrimsel sistemde olduğu gibi, genomda dublike edil-



33.26 Endorfinler
Bu endorfinlerin dördünde de bir uçta aynı amino asit dizilişi vardır. Gerçekten de her dördünde de mevcut olan dizilişler aynıdır. Aralarındaki farklılık, ek amino asitlerden kaynaklanır.

mişler ve başka görevlere adapte olmuşlardır. Örneğin böceklerde insulin takımından köken aldığı açık olan bir hormon ve reseptörü ekdizon salgılanmasını düzenlerken, omurgalılarda da bazı büyüme düzenleyicilerinin ve reseptörlerinin -bunlardan biri epidermal büyüme faktörüdür- bu atasal kombinasyondan türediği de açıktır.

Bunun da ötesinde, insulin uzun bir soy ağacına sahip tek hormon değildir. Protozoonlarda β-endorfin ve ACTH'nın biyolojik olarak farksız versiyonları bulunur. Reseptörler için de aynı durum söz konusudur. Adrenalin, adenilat siklaz sistemini protozoonlarda aynen bizdeki gibi aktive eder ve aynı kimyasallar tarafından bloke edilir. Mikroorganizmaların neden bizdeki özelleşmiş hormonları üretip bunlara tepki verdikleri henüz anlaşılmamıştır. Fakat yüksek bitki ve hayvanlardaki özelleşmiş hormonlar ve reseptör sistemlerinin, bunların birhücreli organizmalardaki hücre içi eşdeğerlerinden evrimleşmiş olma olasılığı, "resmi" hormonlar ile hücreler tarafından metabolizmayı ve gelişmeyi kontrol etmek amacıyla üretilen birçok diğer kimyasalları birbirinden ayıran belirgin bir çizginin bulunmayışını açıklamada yardımcı olur.

ÇALIŞMA SORULARI

1. Erişkinlerde görülen diyabetler için bazı muhtemel tedaviler nelerdir? (948-51)
2. Hormon-antagonist sisteminin (zıt etkili hormonları aynı anda kullanmanın) bedelleri ve yararları nelerdir? (Sayfa 969)
3. Derine dalma (tüm dokulara basınç uygulanması) ile ağırlıksız olmanın hormonal sonuçlarını tartışın. Bu koşulların aniden başlayıp bitmesi mi yoksa belli bir süre sürmesi mi daha fazla sorun oluşturur? (Sayfa 870, 955)
4. Yaklaşık 250.000 yıl önce, ilk insanlar tropikleri terk edince, melatonin sistemi "kış depresyonunu" nasıl oluşturmuş olabilir? Tropikler dışındaki populasyonlarda deri pigmentinin kaybedilmiş olması, gün uzunluğundaki ekstremlere bir adaptasyon olarak yorumlanabilir mi? (sayfa 962-63)
5. Adrenalin, ciddi allerjik reaksiyonların önlenmesine nasıl yardımcı olur? (sayfa 951-52)

BÖLÜM İLE İLGİLİ KAVRAMLAR

- Güvelerde deri değiştirmenin kontrolü
- Sindirim salgılarının kontrolü
- Diyabet
  - Adacık hücrelerinin normal işleyişi ve insulin
  - Diyabet tipleri ve nedenleri
- Adrenal bezler
  - Anatomi
  - Adrenalin ve noradrenalinin etkileri
  - Glukokortikoyitlerin etkileri
  - Kortizonun etkileri
- Kan bileşiminin ve hacminin kontrolü
  - Aldosteronun kaynağı, salgılatıcı sinyal, etkisi ve etki bölgesi
  - angiyotensin
  - renin
  - atriyal natriüretik faktör
- Tiroyit hormonları
  - Tiroksinin etkisi
  - Kalsitoninin etkisi
- Paratiroyit hormonun işlevi
- Arka hipofiz hormonları oksitosin ve vazopressinin etkileri
- Ön hipofiz hormonlarının etkileri
  - Prolaktin
  - Büyüme hormonu
  - Tiroyit salgılatıcı hormon

Adrenokortikotropik hormon
Gonadotropik hormonlar
Hipotalamusun rolü
- Epifiz bezi hormonu melatoninin etkisi
- Hormon etkisinin mekanizmaları
Doğrudan giriş
Sinyal yaratma
kanal kontrolü: haberci iyonlar
enzim aktivasyonu; bağlanma
ya da iyon-aracılı
G-proteini/ikinci haberci sistemi
Her sistemde amplifikasyonun yöntemi ve derecesi
- Lokal kimyasal aracılar
Histaminin kaynağı ve etkisi
Prostaglindinlerin kaynağı ve etkisi
Endorfinlerin kaynağı ve etkisi

ÖNERİLEN KAYNAKLAR

ATKINSON, M.A., and N. K. MACLAREN, 1990. What causes diabetes? *Scientific American* 263 (1).

BERRIDGE, M. J., 1985. The molecular basis of communication within the cell, *Scientific American* 253 (4). *Reviews the operation of second messengers.*

CANTIN, M., and J. GENEST, 1986. The heart as an endocrine gland, *Scientific American* 254 (2). *On the role of ANF.*

CARMICHAEL, S. W., and H. WINKLER, 1985. The adrenal chromaffin cell, *Scientific American* 253 (2). *On the cellular and molecular bases of adrenalin secretion.*

GARDNER, L. I., 1972. Deprivation dwarfism, *Scientific American* 227 (1). (Offprint 1253) *Inadequate secretion of pituitary hormones, especially growth hormone, as a probable cause of stunted growth in some emotionally deprived children.*

GILLIE, R. B., 1971. Endemic goiter, *Scientific American* 224 (6). *The intriguing history of this disorder; its current distribution as primarily a disease of the poor.*

GUILLEMIN, R., and R. BURGUS, 1972. The hormones of the hypothalamus, *Scientific American* 227 (5). (Offprint 1260) *The discovery of the hypothalamic releasing hormones and their role in regulating the anterior pituitary.*

LEVINE, S., 1971. Stress and behavior, *Scientific American* 224 (1). (Offprint 532) *The major role played in learning by the pituitary and adrenal hormones that regulate responses to stress.*

LIENHARD, G. E., J. W. SLOT, D. E. JAMES, and M. M. MUECKLER (1992). How cells absorb glucose, *Scientific American* 266 (1). *On the interactions between glucose channels and insulin.*

MCEWEN, B. S., 1976. Interactions between hormones and nerve tissue, *Scientific American* 235 (1). (Offprint 1341) *The influence of steroid hormones on the infant's development of brain circuits that control later behavior.*

NOTKINS, A. L., 1979. The causes of diabetes, *Scientific American* 241 (5). (Offprint 1450)

O'MALLEY, B. W., and W. T. SCHRADER, 1976. The receptors of steroid hormones, *Scientific American* 234 (2). (Offprint 1334) *The mechanism by which steroid hormones are thought to act on their target cells.*

ORCI, L., J.-D. VASSALLI, and A. PERRELET, 1988. The insulin factory, *Scientific American* 259 (3). *Traces the synthesis, sorting, packaging, activation, and secretion of insulin in great detail.*

RASMUSSEN, H., 1989. The cycling of calcium as an intracellular messenger, *Scientific American* 261 (4).

ROSENTHAL, G. A., 1986. The chemical defenses of higher plants, *Scientific American* 254 (1). *Touches on instances in which plants use hormone mimics to sabotage the developmental program of the insects that feed on them.*

SCHNEIDERMAN, H.A., and L. I. GILBERT, 1964. Control of growth and development in insects, *Science* 143, 325–33.

SNYDER, S. H., 1985. The molecular basis of communication between cells, *Scientific American* 253 (4). *An excellent review of hormones and local chemical mediators, and of the elaborate feedback system for controlling hormone levels.*

SNYDER, S. H., and D. S. BREDT (1992), Biological roles of nitric oxide, *Scientific American* 266 (6). *On the many roles of this newly discovered transmitter, local chemical mediator, and toxic weapon.*

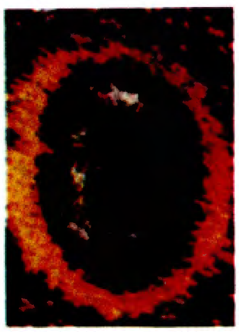
UVNÄS-MOBERG, K., 1989. The gastrointestinal tract in growth and reproduction, *Scientific American* 261 (1). *How intestinal hormones prepare a pregnant woman for the extreme metabolic demands of pregnancy and lactation.*

WURTMAN, R. J., 1975. The effects of light on the human body, *Scientific American* 233 (1).

WURTMAN, R. J., and J. AXELROD, 1965. The pineal gland, *Scientific American* 213 (1). (Offprint 1015) *The long search for the function of the pineal.*

Bölüm **34**

HORMONLAR VE OMURGALILARDA ÜREME



vrimsel açıdan bakılacak olursa, üreme yaşamın esas amacıdır. Bu kitapta değinilen yaşamın diğer bütün yönleri-besin eldesi, solunum, dolaşım, boşaltım, ozmotik düzenleme, büyüme, hormonlar, sinir sistemi ve davranış-üremeyi sürdürebilmek amacıyla organizmanın yerine getirdiği işlemler olarak özetlenebilir. Eğer yumurtanın bir başka yumurta üretme yolu tavuk ise insanlar için de aynı durum söz konusu olup fiziksel anlamda insanoğlu, yumurta ve sperm üreten ve soyunun devamı için döllenme işlemiyle yumurta ve spermi biraraya getiren gelişmiş bir araçtır. Üremenin davranışsal, ekolojik ve evrimsel yönleri diğer bölümlerde tartışılmıştır. Biz burada memelilerde esas olarak üremenin fizyolojisini inceleyeceğiz.

EŞEYSEL ÜREME İŞLEMİ

Yüksek canlılarda eşeysel üreme, yumurta hücresi (ovum) ve sperm hücresinden oluşan iki gametin birleşmesidir. Nadir olarak, aynı birey her iki gameti de oluşturup kendini dölleme denilen işlem sonucunda bunları birleştirir. Bu tür üreme genellikle iç parazitlerden olan yassısolucanlarda gözlenir; çünkü bu hayvanların karşı eşeyi bulup döllenme yapabilme şansı genellikle çok zayıftır. Bununla birlikte, hayvanların çoğu, hatta topraksolucanlarında olduğu gibi, her bireyin hermafrodit -yani her birey hem erkek hem de dişi eşeysel or-



34.1. Çiftleşen iki topraksolucanı
Solucanlar hermafrodittirler; her biri hem erkek hem de dişi üreme organlarına sahiptir. İki çiftleşme noktasında birleşirler; bunlardan birinde üstteki solucan erkek, alttaki ise dişi rolü oynamaktadır. Diğer noktada ise rolleri değişmişlerdir.



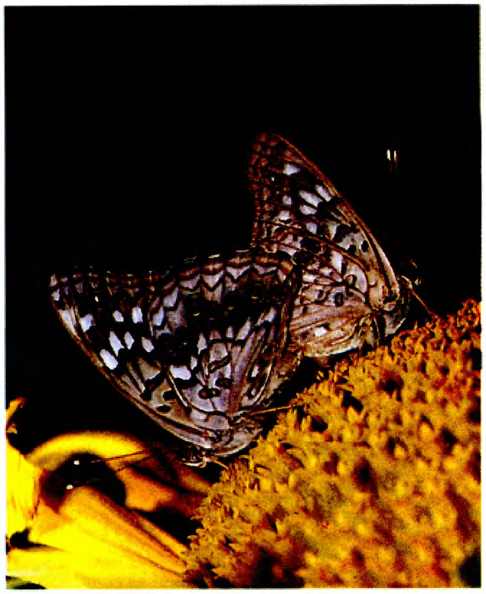
34.2 Yumurta bırakan kurbağalar
Daha küçük olan erkek, dişiyi ampleksus adı verilen biçimde sarmalamış ve dişinin bıraktığı yumurtaların üzerine semen yaymıştır. Yüzlerce yumurta üretilir.

ganlarını taşır- olduğu hayvanlar bile karşılıklı döllenme yaparlar. Omurgalılarda eşeysel üreme herzaman çapraz döllenmeyi içerir. Hatta, hermafroditik omurgalı türleri bile, örneğin bazı balık türleri hem yumurta hem de sperm üretirler; fakat asla kendi kendilerini döllemezler.

Yumurta ve sperm hücrelerinin biraraya getirildiği iki temel yol vardır: Bunlardan dış döllenmede, her iki tip gamet kendilerini çevreleyen ortama bırakılır ve spermler yüzerek ya da su akımlarıyla taşınarak yumurtaya ulaşırlar. İç döllenmede ise, yumurtalar, erkek tarafından dişiye yerleştirilen spermler tarafından döllenene kadar dişinin üreme kanalında kalırlar.

Dış döllenme esas olarak su ortamında yaşayan hayvanlarla sınırlıdır. Bunun iki nedeni vardır. Birincisi, flagellalı (kamçılı) sperm, içinde yüzeceği sıvı bir ortamda bulunmak zorundadır; ikincisi, etrafında koruyucu bir kılıf ya da kabuk olmayan yumurta, karada kuruyacaktır. Böyle bir kılıf ise spermin yumurtayı döllemesini engeller. Hemen bütün sucul omurgasızlar, balıkların çoğu (köpekbalıkları değil) ve birçok amfibi dış döllenme yaparlar. Sizin de bekleyeceğiniz gibi, yumurtaları ve spermleri bir göle ya da akarsuya bırakmak, garantisi olmayan bir döllenme yöntemidir. Spermlerin çoğu bir yumurta bulamazlar ve birçok yumurta hiçbir zaman döllenmez. Hatta normalde olduğu gibi, her iki gamet de aynı zamanda, aynı yere bırakılsalar bile. Sonuçta, dış döllenme yapan hayvanlar genellikle, bir defada çok büyük sayıda yumurta ve sperm bırakırlar (Şekil 34.2) ve gametlerin her iki eşey tarafından aynı zamanda ve aynı yere bırakılmalarını sağlayacak davranışlar gösterirler (burada, hormonal kontrol çok önemlidir).

Kara hayvanlarının çoğu, hem omurgasızlar hem omurgalılar, iç döllenme yaparlar (Şekil 34.3). Spermler hayvanın vücudunda,

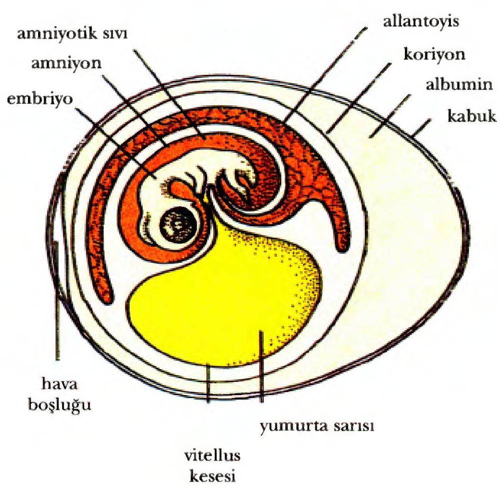


34.3. Bir kara omurgasızının iç döllenmesi
Erkek kelebek, dişinin üreme kanalına spermler bırakır. Döllenme dişinin vücudunda meydana gelir ve yumurtalar bırakılmadan önce koruyucu bir kabukla sarmalanır.

vücut dışında bulamayacakları bir çeşit sıvı ortam içinde bulunmaktadır. Dolayısıyla, sperm sucul özelliğini korur ve dişinin üreme kanalı duvarında her zaman bulunan ince sıvı tabakası içinde yüzer. Döllendikten sonra, yumurta ya koruyucu bir kabuk içine alınıp dişi tarafından vücut dışına bırakılır ya da gelişmenin embriyonik aşamaları tamamlanıncaya kadar dişinin vücudunda tutulur. Kuşkusuz, iç döllenme, her iki eşeyin de çok yakın bir fizyolojik ve davranış senkrinizasyonu (uyumluluğu) göstermesini gerektirir ve bu uyumluluk yoğun hormonal kontrol altındadır.

Belli başlı omurgalı sınıflarında görülen tipik üreme yöntemlerini kısaca özetleyelim. Balıklar, sucul olduklarından hemen her zaman dış döllenme yaparlar ve kabuğu olmayan yumurtalar bırakırlar; her çiftleşmede çok büyük sayılarda yumurta ve sperm bırakılır ve gamet israfı da çok büyüktür. Amfibiler (kurbağalar, semenderler ve benzerleri) balıklardan evrimleşmişlerdir ve bunlar da genellikle dış döllenme yaparlar. Yumurtalarını bırakmak için suya ya da karada çok nemli bir yere dönmek zorundadırlar. Bazı semenderlerde bir dizi davranış evrimleşmiştir. Bunlarda, erkek, içinde sperm bulunan zarımsı bir paket "spermetofor" bırakır ve dişi bunu kloakı yoluyla alır. Böylece, bu amfibiler bir çeşit ilkel iç döllenme yapmış olurlar. Bunların bazıları karada da çiftleşebilirlerse de, yumurtalar yine de çok nemli yerlere bırakılmalıdır. Zamanımızdaki temsilcileri yılanlar, kertenkeleler ve kaplumbağalar olan sürüngenler, atasal amfibilerden evrimleşmişlerdir. Üremek için su ortamına bağımlılıktan tamamen kurtulmuş ilk omurgalılardır. Bekleneceği gibi, iç döllenme yaparlar ve sert zarlar ve kabuklarla çevrili yumurtalar bırakırlar. İç döllenmede ziyan olan yumurta hücresi sayısı, dış döllenmedekinden çok az olduğundan, her üreme mevsimi süresince sadece birkaç yumurta hücresi bırakılır. Kuşlar, atasal sürüngenlerin bir grubundan evrimleşmişlerdir ve iç döllenme yapıp kabuklu yumurtalar bırakırlar.

Sürüngenler ve kuşlar gibi kara omurgalılarının yumurtaları, ka-



34.4. Bir kuş yumurtasının embriyonik zarları
Her ne kadar burada gösterilen her şey, genel hatlarıyla, "yumurtanın" parçasıysa da, koriyon gerçek yumurta hücresinden türeyen yapıların en dış sınırıdır. Kalın albümin tabakası (bir protein) hücrenin dışıdır.

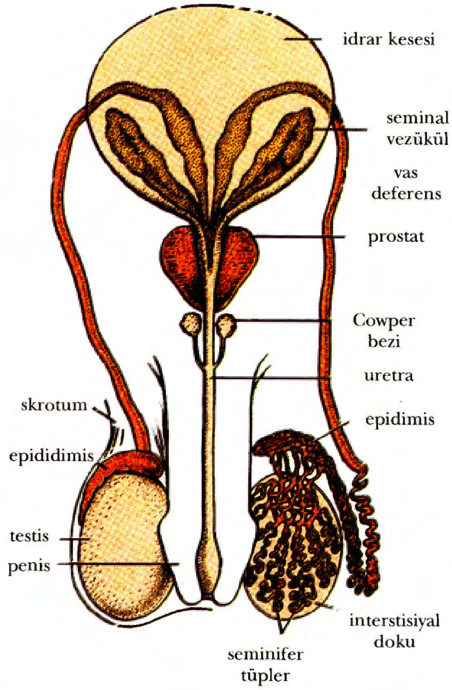
buğa ek olarak, dört farklı zar taşırlar. Bunlar amniyon, allentoyis, vitellus kesesi (yumurta sarısı kesesi) ve koriyondur (Şekil 34.4.). ***Amniyon***, içinde embriyonun bulunduğu, sıvı dolu bir bölmeyi sarmalar. Böylece, yumurta karaya bırakılsa bile embriyo sıvı bir ortamda gelişir. ***Allantoyis*** gelişen embriyonun azotlu atıklarının toplandığı yerdir ve kabuğa yakın yer alan kan damarları gaz değiş tokuşunda rol oynarlar. ***Vitellus kesesi*** adından da anlaşılacağı gibi, yumurta sarısını çevreler. Bu da gelişen embriyo tarafından besin olarak kullanılır. ***Korion***, embriyo ve diğer zarları çevreleyen en dıştaki zardır.

Sürüngenler ve kuşlar gibi, memeliler de iç döllenme yaparlar; fakat (çok seyrek birkaç istisna dışında) döllenmiş yumurtanın çevresinde kabuk yoktur ve yumurta vücut dışına bırakılmaz (kuluçkaya yatılmaz). Bunun yerine, zarlarıyla birlikte, dişi eşey kanalında özelleşmiş bir bölmeye tutunur ve burada embriyonik gelişme tamamlanır. Yavru, daha sonra, canlı doğar. Konumuzun geri kalanı memeli, özellikle insan üremesini kapsayacaktır.

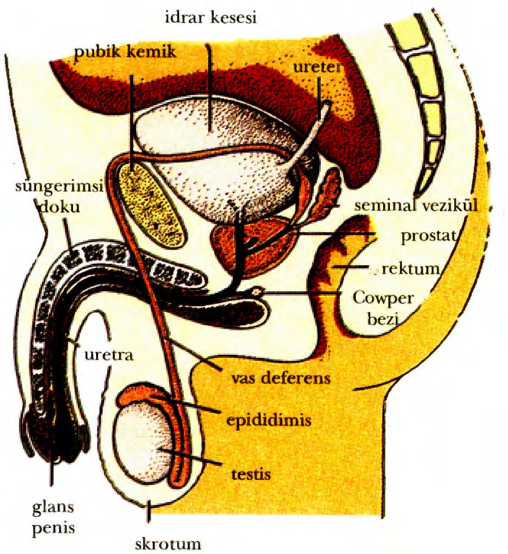
İNSAN ÜREME SİSTEMİ

İNSANDA ERKEK ÜREME SİSTEMİ

Erkeğin eşeysel bezleri ya da eşey organları ***testis***lerdir (Şekil 34.5, 34.6). Bunlar oval bezimsi yapılar olup, karın boşluğunun sırt kısmında, dişilerdeki ovaryumlarla aynı embriyonik dokulardan köken alırlar. İnsanda testisler, doğumla birlikte, oluştukları yerden skrotal keseye (***skrotum***) inerler. Bu kese önceleri, ***inguinal kanal*** (kasık kanalı) adı verilen bir geçit bölgesi yoluyla karın boşluğunun devamıdır. Testisler inguinal kanaldan (kasık kanalından) geçerek skrotuma indikten sonra, bu kanal, büyüyen bağ doku tarafından kapatılır ve böylece skrotum ve karın boşlukları arasındaki bağlantı kesilmiş olur.



34.5. Erkek üreme kanalının önden görünüşü



34.6. Erkek üreme kanalının yandan görünüşü.

Bazen inguinal kanal (kasık kanalı) tam kapanmaz ya da kapansa bile bir noktası zayıf kalır ve aşırı basınçla karşılaşırsa, örneğin, bir insan ağır bir cisim kaldırırsa, tekrar açılır. Yetersiz kapanma ya da sonradan açılma sonucu oluşan açıklığa kasık fıtığı denir ve bu, insanlarda en sık rastlanan fıtık tipidir. Eğer fıtık genişse, cerrahi olarak onarılmalıdır. Böylece bu açıklıktan bağırsakların skrotum içine kayması önlenir. Böyle bir durumda bağırsakların sıkışması sonucunda kan dolaşımının kesilmesi ve kangren tehlikesi vardır. Kasık fıtığı büyük ölçüde insana has olup iki ayak üzerinde yürümeye bağlı olarak, karnın alt bölgesine aşırı yük binmesi sonucudur. Bu tip fıtıklar, dört ayak üzerinde yürüyen memelilerde çok nadirdir. Bazı memelilerde, kasık kanalı kısmen açıktır ve üreme dışı dönemlerde testisler yeniden karın boşluğuna çekilirler.

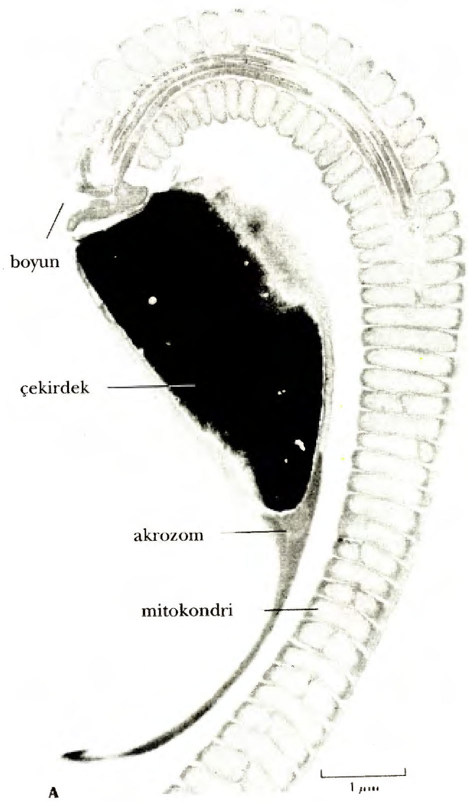
Her testisin iki işlevsel bileşeni vardır: İçinde sperm hücrelerinin yapıldığı ***seminifer tübüller*** ve erkek eşey hormonlarını salgılayan ***interstisiyal hücreler.*** İnsanda seminifer tübüller karın boşluğu sıcaklığında işlev göremezler. Eğer testisler aşağı inemezlerse, sonuçta tübüllerin germinal epiteli dejenere olur. Buna karşın testisler normal olarak skrotuma inerlerse ki, burada sıcaklık yaklaşık 1,5°C daha düşüktür, seminifer tubüllerin germinal epiteli ergenlik zamanında işlev görmeye başlar. Olgun sperm hücreleri, çok sayıda ince kanallar yoluyla seminifer tubüllerden, kıvrımlı bir boru olan ve testisin yüzeyinde yer alan ***epididimis***e geçerler (Şekil 34.5 ve 34.6). Spermler, bu organ içinde bunun yaptığı salgılar tarafından aktive edilinceye kadar bekletilirler ve daha sonra çiftleşme sırasında salınırlar.

Uzun bir sperm kanalı, yani ***vas deferens,*** epididimisten çıkıp kasık kanalından karın boşluğuna geçer ve idrar kesesinin üzerinden dolanıp, **üretra**yla, bunun idrar kesesini terkettiği noktanın hemen altında, birleşir. Üretra da ***penis*** içinden geçerek dışarı açılır. Böylece, memelilerin erkeklerinde, üretra, boşaltım ve üreme sistemleri tarafından ortaklaşa kullanılır; buradan, boşaltım sırasında idrar, eşeysel aktivite sırasında da semen (tohum) geçer. Daha ilkel omurgalılarda, boşaltım ve üreme sistemleri arasındaki ilişki daha da yakındır. Örneğin kurbağalarda, sperm hücreleri testislerden böbreklere oradan da boşaltım kanallarıyla, aşağıya, kloaka geçerler. Bunlarda üreme sisteminden ayrı bir vas deferens yoktur. Omurgalılarda, üreme sistemini boşaltım sistemine olan bağımlılığından kurtarmaya yönelik bir evrimsel eğilim görülür. Bu ayırım, memelilerde, balık ya da kurbağalardakine göre daha da belirgin olmakla birlikte, iki sistem yine de üretrayı ortaklaşa kullanırlar ve dışarıya ayrı ayrı açıklıkları yoktur. Daha sonra göreceğimiz gibi, sadece memelilerin dişilerinde tam bir ayrılma vardır.

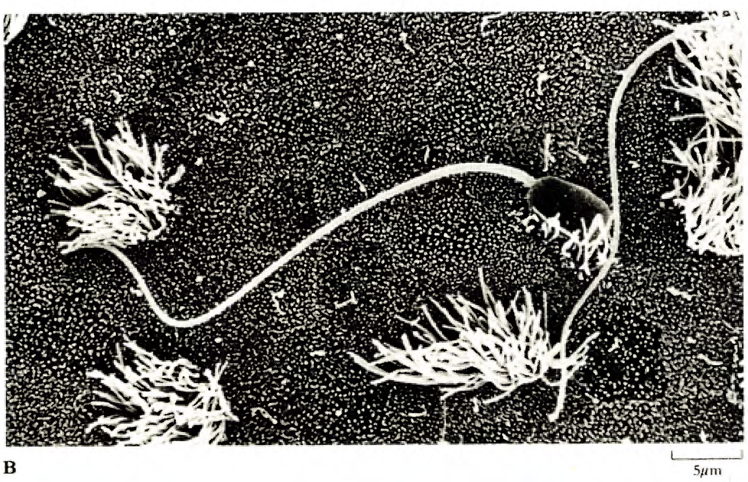
Spermler, vasa deferensiya (çoğul hali) ve üretradan geçerlerken, bunlara seminal sıvı eklenir ve böylece **semen** oluşur. Bu, seminal sıvı ile sperm hücrelerinin karışımıdır. Seminal sıvı üç grup bez tarafından salgılanır: ***Seminal veziküller*** üretraya bağlanmadan hemen önce vasa deferensiyaya açılırlar; ***prostat,*** vasa deferensiyaya bağlandığı yerin yakınında üretraya açılır ve ***Cowper bezleri,*** penisin tabanında üretraya açılır (Şekil 34.5 ve 34.6). Seminal sıvının çeşitli işlevleri vardır: (1) Spermlerin taşınmasında bir araç görevi yapar. (2) Spermlerin geçmek zorunda olduğu yolları kayganlaştırır. (3) Etkili bir tampon sıvı görevi yaparak, spermleri dişi genital kanalındaki asitlerin

zararlı etkilerinden korur. (4) Aktif spermlerin enerji kaynağı olarak kullandıkları bol miktarda şeker (daha çok fruktoz) içerir. Küçük sperm hücreleri çok az besin depo edebilirler. Kamçılarını aktif olarak tutabilmek için gerekli ATP üretimi bakımından bir dış besin kaynağına bağımlıdırlar. Sperm kamçısının dibi müthiş bir güç fabrikasıdır. Burada kümelenmiş mitokondrilerde, seminal sıvıdan absorbe edilen şekerden enerji elde edilir (Şekil 34.7).

Eşeysel uyarım sırasında, otonom sistem sinirlerinin uyarmasına tepki olarak penise gelen arterler genişler ve penisten gelen venler daralır. Yüksek basınç altında bol miktarda kan, arterler yoluyla penisin büyük kısmını oluşturan süngerimsi dokuya, ***cavernous cisme*** dolar (Şekil 34.6). Yüksek arteriyel basınçtaki kanla dolan penis genişler ve sertleşerek dikleşir (erekte olur). Böylece çiftleşme (kopulasyon = coitus) sırasında dişi vajinasına girmeye hazır duruma gelir. Penisin ereksiyonu, iskelet kası aktivitesi gerektirmez ve sadece vasküler bir olaydır. Penis, kopulasyon sırasında, sürtünme nedeniyle yeteri kadar uyarılınca, otonom sistemin yollarını içeren sinir refleksleri, epididimis, vasa deferensiya, seminal bezler ve üretranın duvarındaki düz kaslarda kasılma dalgaları oluştururlar. Bu kasılmalar sayesinde, spermler epididimisten vasa deferensiyaya geçerler, çeşitli bezlerden gelen seminal sıvıyla karışırlar ve semen, üretra yoluyla dışarı atılır. Bir boşalmada (ejakülasyon), yaklaşık 3,5 ml semen içinde, ortalama 200 milyon sperm hücresi dışarı atılır.

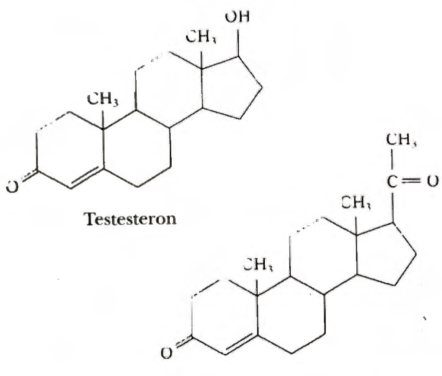


A



B

34.7 Memeli spermetozoası
(A) Bir kanguru sıçanının sperm hücresinin uzunlamasına kesitinden alınan elektron mikroskop fotoğrafı. İçinde akrozom (enzim dolu bir organel olup 13. Bölümde incelenmiştir) ve çekirdeğin bulunduğu spermin baş kısmı, kısa bir boyunla, sarmal olarak dizilmiş mitokondrilerin yoğun olarak bulunduğu kamçı bölgesine bağlanır. Kamçının uzun distal (uç) kısmında (burada gösterilmemiş) mitokondri bulunmaz. (B) Kopulasyondan birkaç saat sonra, bir dişi tavşanın uterusundaki tavşan sperm hücresinin taramalı elektron fotoğrafı.



34.8. Erkek eşey hormonu (testesteron) ve dişi eşey hormonu (progesteron)
Yapısal formülleri arasında sadece bir yan grup farkı olmasına rağmen, bu iki hormon vücutta çok farklı etkiler yaparlar.

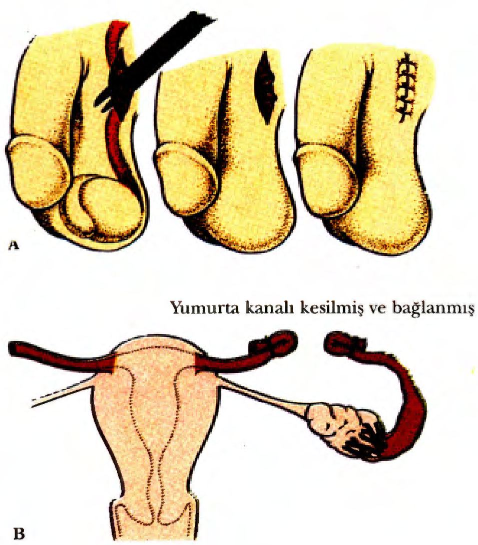
ERKEKTE EŞEYSEL GELİŞMENİN HORMONAL KONTROLÜ

Testisler, embriyonik gelişme sırasında az miktarda erkek eşey hormonu testesteron (Şekil 34.8) salgılamaya başlarlar. Bu hormonun embriyoda bulunması, erkeğe özgü yapıların farklılaşması bakımından çok önemlidir. Üretim, ergenliğe kadar düşük düzeyde kalır ve hiç sperm hücresi üretilmez. Ergenliğin başlamasına yol açan etmenler tam olarak bilinmemektedir. Bir olasılık, hipotalamusun-çocukluk döneminde testesterona karşı çok duyarlıdır ve hormonun düşük düzeyleriyle bile inhibe olur-duyarlılığının azalması ve önhipofize daha fazla gonadotropik salgılatıcı hormon (GnRH) göndermeye başlayarak onu bir gonadotropik hormon, luteinize edici hormon (LH) ve follikül uyarıcı hormon (FSH) salgılamak üzere uyarmasıdır. LH, testislerin interstisiyal hücrelerini daha fazla testesteron üretmek üzere uyarır. Testesteron, FSH'yla birlikte, seminifer tubüllerin olgunlaşmasını sağlar ve bunları sperm üretimine başlamak üzere uyarır (spermatogenez). Spermatogenezin uzun zaman korunması testesteronun (ve onu uyaran LH'nın) ve FSH'nın sürekli varlığını gerektirir.

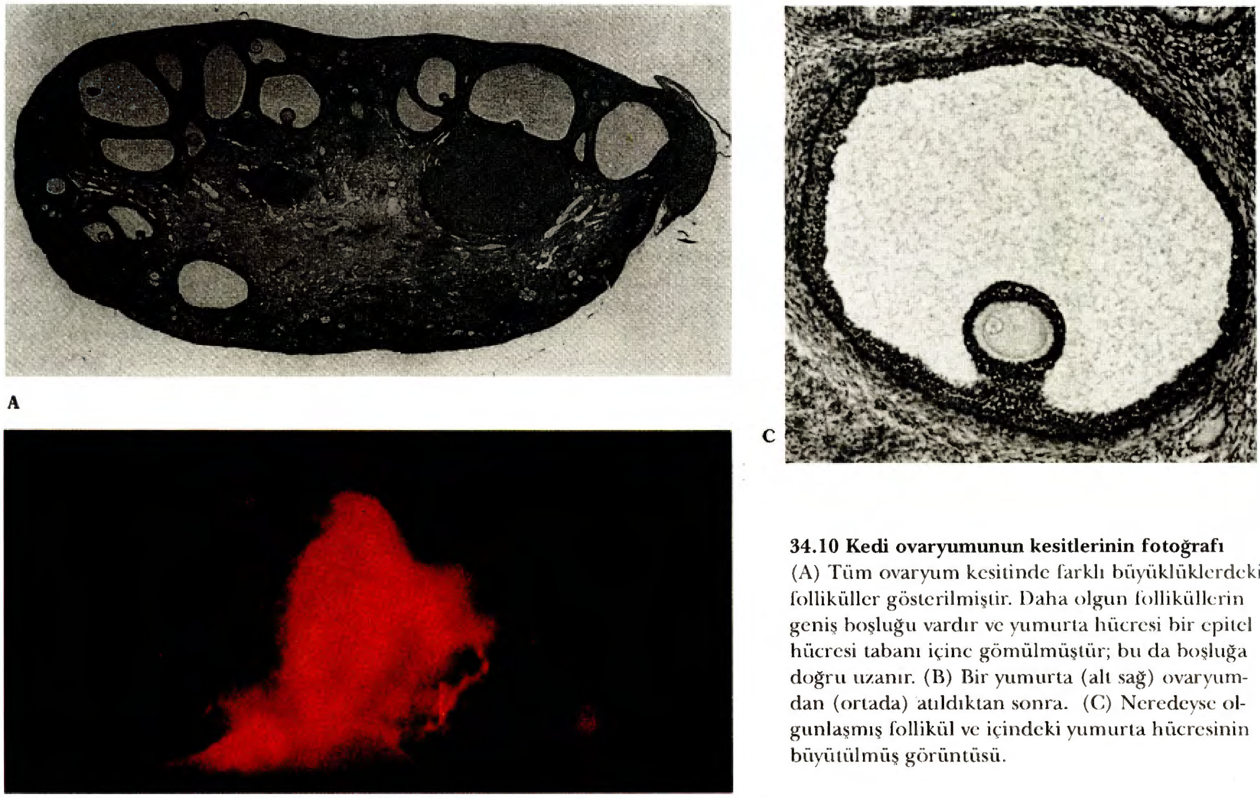
Testosteron bir kere, sistemde yeteri miktarlarda bulunduğunda, yardımcı üreme yapılarının olgunlaşmasını uyarır ve aynı zamanda, normalde, ergenlikle bağlantılı olan, sakal ve pubik kılların oluşumu, sesin kalınlaşması, daha geniş ve güçlü kasların oluşumu, vb., gibi ikincil eşeysel özelliklerdeki değişimleri başlatır. Eğer testisler, ergenlikten önce, kastrasyonla uzaklaştırılacak olurlarsa, ikincil eşeysel özelliklerdeki bu değişiklikler hiçbir zaman meydana gelmez. Eğer kastrasyon ergenlikten sonra yapılırsa, ergin eşeysel özelliklerde bir miktar gerileme olur; fakat bunlar tamamen kaybolmazlar. Ergenlik sonrası kastrasyon, birçok hayvanda eşeysel isteği ortadan kaldırır. Psikolojik etmenlerin diğer hayvanlardan çok daha önemli olduğu insanda ise bu isteksizlik görülmez. Daha çok bir doğum kontrol yöntemi olan bir cerrahi müdahale, vazektomi, bazen kastrasyonla karıştırılır. Bu küçük operasyonda vasa deferensiya kesilerek spermlerin üretraya geçmesi önlenir (Şekil 34.9A). Vazektomi, eşeysel karakterlerde bir gerilemeye yol açmaz; çünkü hormon düzeylerinde bir değişme yoktur.

İNSANDA DİŞİ ÜREME SİSTEMİ

Dişi gonatları olan ovaryumlar, karın boşluğunun aşağısında yer alırlar ve burada geniş ligamentlerle tutunmuşlardır. Testislerin olduğu gibi ovaryumların da gamet üretmek (bu defa yumurta hücreleri) ve eşey hormonu salgılamak gibi iki esas işlevi vardır. Doğum zamanında bir kız çocuğunun ovaryumlarında zaten çok büyük sayıda primer



34.9 Cerrahi doğum kontrol işlemleri
(A) Vazektomi. Skrotum duvarında (her iki tarafta) küçük bir kesi yapılır; vas deferens (kahverengi) bağlanır ve kesilir ve kesi dikilir. (B) Tüp bağlaması. Her iki ovidukt (döllenme borusu/kanalı) kesilir ve bağlanır. Böylece yumurtalar aşağı inmez ve döllenme olmaz.



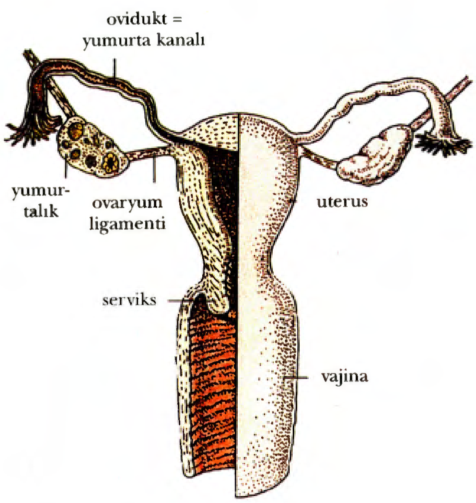
A B C

34.10 Kedi ovaryumunun kesitlerinin fotoğrafı (A) Tüm ovaryum kesitinde farklı büyüklüklerdeki folliküller gösterilmiştir. Daha olgun folliküllerin geniş boşluğu vardır ve yumurta hücresi bir epitel hücresi tabanı içine gömülmüştür; bu da boşluğa doğru uzanır. (B) Bir yumurta (alt sağ) ovaryumdan (ortada) atıldıktan sonra. (C) Neredeyse olgunlaşmış follikül ve içindeki yumurta hücresinin büyütülmüş görüntüsü.

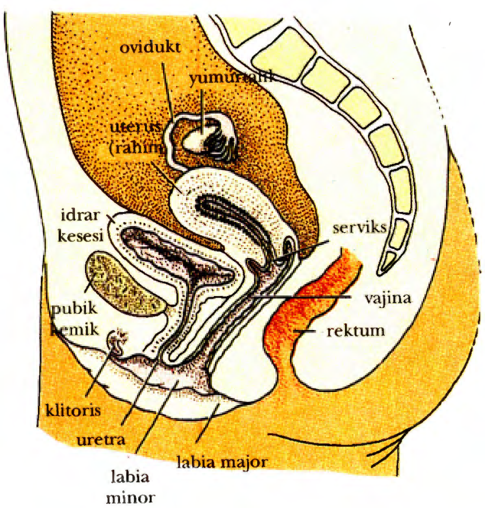
yumurta hücresi ya da ***oosit*** (yumurta hücresi) bulunmaktadır. Bunların tahmini sayısı 100.000 ile 1,000,000 arasındadır. Yaklaşık 30 yıllık üreme döneminde, bir kadın, yılda ortalama 13 kere her defasında bir olgun ovum üretmek üzere yumurtlar. Böylece sadece 400'den az oosit olgunlaşabilir ve ovaryumları terk eder. Geri kalanı dejenere olur ve 50 yaşını geçmiş bir kadının ovaryumlarında hiç oosit bulunmaz.

Her bir oosit, ***follikül*** denilen bir hücresel paket içinde bulunur. Olgunlaşmamış küçük follikülün büyük kısmını oosit doldurur. Olgunlaşma işlemi sırasında ise, follikül oositten daha fazla büyür ve sıvı dolu geniş bir boşluk meydana getirir (Şekil 34.10). Oosit, bu boşluğa doğru uzanmış olan bir epitel hücre kütlesi içine gömülmüş durumdadır. Olgun bir follikül, ovaryumun yüzeyinde çıkıntı yapar; ***ovulasyon*** meydana geldiği zaman dış duvarı yırtılır ve hem sıvı hem de oosit dışarı atılır. İnsanda normalde her ovulasyonda sadece bir oosit bırakılır. Bir periyotta hangi ovaryumun ovulasyon yapacağını belirleyen bir düzen yoktur.

Ovulasyonda, oosit, ovaryumdan karın boşluğuna bırakılır. Buradan genellikle ve hızla ***ovidukt***lardan (fallop tüpleri) birinin geniş, huni benzeri ucundan içeri alınır. Oviduktlar, ovaryumları kısmen



34.11. İnsanda dişi üreme kanalı
İç yapıyı gösterebilmek için bir tarafın duvarı kesilip çıkarılmıştır.



34.12. İnsanda dişi üreme kanalı; yandan görünüş.

sarmakla birlikte onların bir devamı değildir (Şekil 34.11). Oviduktun hunisi içindeki siller, oositin ovidukt içine girmesine yardımcı olan akımlar yaratırlar. Eğer oosit, oviduktun yukarı üçte birlik bölümündeyken spermlerle karşılaşırsa, bir spermin oositin zarından geçip girmesi, onun gerçek bir yumurta hücresine (ovum) olgunlaşmasını uyarır ve bunun hemen ardından, spermin ve ovumun çekirdekleri, fertilizasyon (döllenme) işlemi için kaynaşırlar. Bazen, kadınları kalıcı olarak kısırlaştırmak üzere kullanılan bir doğum kontrol yöntemi, tüp bağlamaktır (ligasyon). Bu operasyonda, oviduktlar kesilip bağlanır. Böylece spermler oosite ulaşamazlar ve ovumun ovidukt boyunca ilerleyip uterusa ulaşması engellenir (Şekil 34.9 B). Erkeklerdeki vazektomi gibi, tüp bağlama da, hormon üretiminde hiç bir değişikliğe yol açmaz.

Her bir ovidukt doğrudan ***uterus***un (rahim) üst ucuna açılır. Yaklaşık olarak bir yumruk büyüklüğündeki bu organ, karın boşluğunun alt kısmında, idrar kesisinin hemen arkasında yer alır (Şekil 34.12). Çok kalın kassal duvarları ve çok sayıda kan damarı içeren bir mukus iç yüzeyi vardır. Eğer bir yumurta, ovidukt boyunca ilerlerken döllenirse, uterusun duvarına gömülür ve embriyo doğuma kadar gelişmesini burada sürdürür. Bir başka doğum kontrol yöntemi, uterusa, plastik bir halka ya da spiral yerleştirmektir (Şekil 34.13 A). Bu tip rahim içi aygıtlar, gebeliğin önlenmesinde çok etkilidirler ve muhtemelen uterusa tutunmayı önlerler. Buna rağmen, bu aygıtlar bazen uterusta irritasyona ve/ya da kanamaya neden olurlar. Bu yüzden bazı kadınlar bunları tolere edemezler. Ayrıca bunların uzun süreli kullanımlarda güvenilirliği de kuşkuludur.

Alt ucunda, uterus kassal bir tüp olan vajinayla birleşir ve bu da dışarı açılır. Vajina, kopulasyon sırasında erkek penisini kabul eden organdır. Duvarlarının çok esnek olması, doğum sırasında bebeğin geçmesine olanak sağlar.

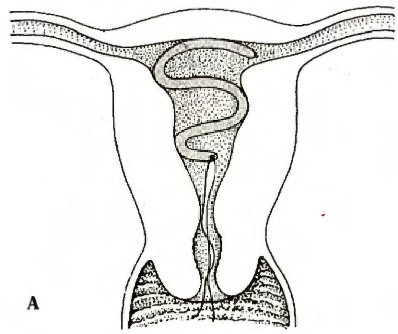
Şekil 34.11'de görülebileceği gibi, uterus ve vajina doğru bir çizgi üzerinde yerleşmemişlerdir. Bunun yerine Şekil 34.12 de gösterildiği gibi, uterus neredeyse vajinaya dik bir açıyla öne doğru çıkmıştır. Uterusun ağzında kassal bir doku halkası olan serviks, vajinanın içine uzanır. Serviksi kaplayarak uterusun ağzını tıkayan aygıtlar, doğum kontrolünde yaygın olarak kullanılırlar. Bunlardan biri olan diyafram, fazla derin olmayan lastik bir kese olup kenarında esnek bir yay vardır. Vajina içine yerleştirilip, tüm serviks bölgesini kaplayacak şekilde ayarlanır (Şekil 34.13 B). Özellikle, sperm öldürücü jel ya da kremle birlikte kullanılırsa, spermlerin uterusa girişini engellemede çok etkilidir. Diğer bir yaygın kontraseptiv (doğum önleyici) aygıt olan kondom (prezervatif) spermleri vajinadan uzak tutarak işlev görür.

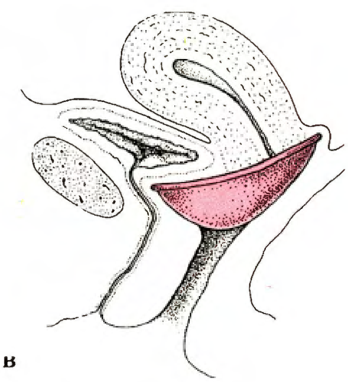
Genç kızlarda vajinanın girişi ***hymen*** (bekaret zarı) adı verilen ince bir zarla kısmen kapatılmıştır. Geleneksel olarak hymen bir bekaret sembolü olarak kabul edilir ve ilk eşeysel birleşmede yırtılması beklenir. Buna karşın, bu zarın, çocukluk döneminde, hastalıklar, bir düşme ya da aşırı fiziksel egzersiz sonucunda yırtılmasına sıkça rastlanır.

Dişide dış eşeysel organlara topluca ***vulva*** adı verilir. Vulva bölgesi, iki deri kıvrımıyla çevrilmiştir. Labia minor ve labia major adı verilen bu yapılar vestibul denilen bir boşluğu çevreler. Vajina, vestibu-

lun arka kısmına, üretra ise orta kısmına açılır. Burada dikkat edilecek nokta, erişkin dişi memelilerde boşaltım ve üreme sistemleri arasında bağlantı bulunmaması ve üretranın sadece boşaltım maddelerini taşmasıdır. Embriyonik gelişme sırasında vajina ve üretra ortak bir açıklığı paylaşırlar; fakat gelişme ilerledikçe bu açıklık bölünür ve böylece vajina ve üretranın dışa ayrı ayrı açıklıkları olur.

Vestibulün ön kısmında, üretranın açıldığı yerin önünde, erekte olabilir küçük bir organ olan ***klitoris*** yer alır. Bu organ, erkekte penisin köken aldığı aynı embriyonik dokudan oluşur (bakınız Şekil 14.9, s. 365). Penis gibi bu da eşeysel uyarım sırasında kanla dolup genişler ve kopulasyon sırasında en fazla uyarılan bölgedir.





34.13. İki doğum kontrol aygıtı
(A) Uterustaki yerine yerleştirilmiş bir rahim içi aygıt (RİA). Serviksten sarkan iplikler kadının, RİA'ın yerinden atılmadığından emin olmasını sağlar. (B) Vajinaya yerleştirilmiş diyafram. Aygıt serviksin ağzını kapatır. Sperm öldürücü jel ya da kremle birlikte kullanıldığında, spermlerin uterusa girmesini önlemede çok etkilidir.

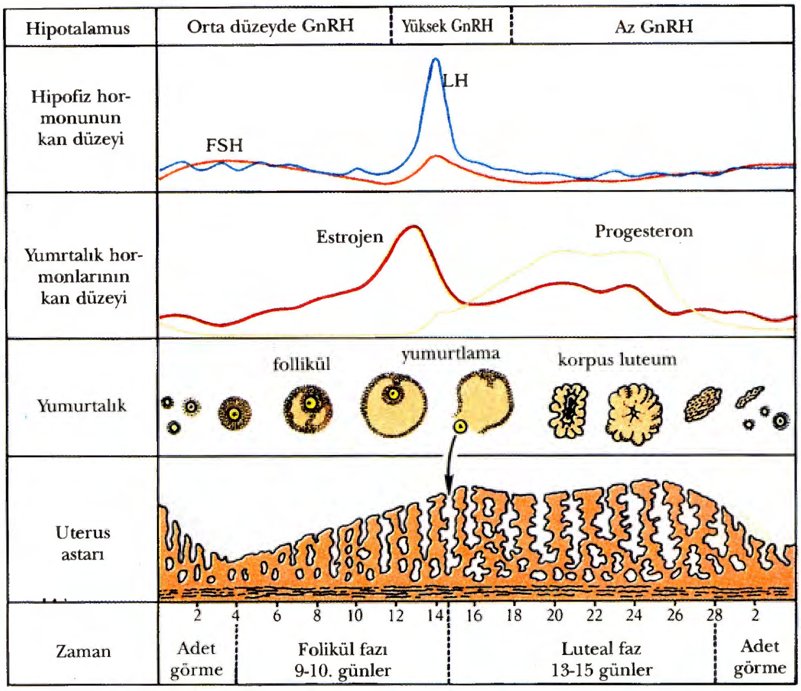
DİŞİ ÜREME DÖNGÜSÜNÜN HORMONAL DENETİMİ

Erkekte olduğu gibi, dişide de ergenliğin, hipotalamusun çocukluk dönemindeki düşük eşey hormonu düzeyine duyarlılığını kaybetmesi ve daha fazla GnRH salgılamaya başlaması, bunun da önhipofizi uyararak artan miktarlarda FSH ve LH salgılanmasıyla başladığı düşünülür. Bu gonadotropik hormonlar ovaryumların olgunlaşmasını sağlar ve bunlar da dişi eşey hormonlarını, ***östrojen*** ve ***progesteronu*** salgılamaya başlarlar. Östrojen, üremeyle ilgili yardımcı yapıların olgunlaşmasını (örneğin uterusun ve vajinanın büyümesi) ve ikincil dişi eşey özelliklerinin (pubik kılların çıkması, kalçanın genişlemesi, göğüslerin gelişmesi, vücutta yağ dağılımının değişmesi ve ses kalitesinde bazı değişiklikler) gelişmesini uyarır. Hormon dengesindeki bu değişiklik, aynı zamanda ***menstürasyon döngüsünü*** (aybaşı görmeyi) de başlatır. Menstürasyon döngüsü, çeşitli hormonlarla sinir sistemi arasındaki karşılıklı etkileşime iyi bir örnek oluşturur.

Birçok memeli türünün dişisinde görülen gonadotropik hormon salgılanmasındaki ritmik değişiklikler ***östrus döngüsü*** olarak bilinen bir olaya yol açar. Bu olay, üreme kanalının yapısında ve eşeysel istekte ritmik değişimler demektir. Birçok türün dişisi, erkekle kopulasyonu, sadece, döngünün ovulasyona yakın olan bu kısa dönemi içinde kabul eder. Bu dönem aynı zamanda uterus iç duvarının en kalın olduğu ve cinsel isteğin en fazla olduğu dönemdir. Böyle dönemlerde dişinin "kızgın" ya da östrus halinde olduğu söylenir. Birçok memeli, yılda sadece bir ya da bir kaç östrus periyodu geçirirlerken, sıçanlar, fareler ve akrabaları gibi bazıları her dört günde bir gibi bir sıklıkla östrusta olabilirler. Eğer döllenme olmazsa, kalınlaşmış uterus duvarı, dişinin vücudu tarafından absorbe edilir ve bu işlemde normalde kanama meydana gelmez.

İnsanda ve diğer bazı yüksek primatlarda üreme döngüsü, çeşitli yönlerden diğer memelilerden önemli farklılık gösterir. Belirgin bir kızgınlık dönemi yoktur Dişi, döngü süresince erkeği her zaman kabul edebilecek durumdadır. Eğer döllenme olmazsa, kalınlaşmış uterus yüzeyi tamamen absorbe edilmez, bunun yerine, yüzeyin bir kısmı menstürasyon denilen bir kanama süresinde sıyrılıp atılır. İnsanda menstürasyon döngüsü ortalama 28 gündür ve neticede yılda 13 kez tekrarlanır. Bu çok kaba bir ortalamadır ve kişiden kişiye ve hatta aynı kişide döngüden döngüye önemli farklılıklar görülür.

Şimdi, bir periyodun 28 gün olduğunu varsayarsak, her menstürasyon döngüsünde meydana gelen olayları sırasıyla izleyelim. Şekil 34.14 de gösterildiği gibi, tıpta menstürasyonun birinci günü, dön-



34.14. İnsanda menstürasyon döngüsündeki olaylar
Sırası gösterilen hormon düzeyleri yaklaşık değerlerdir: Sonuçlar büyük değişiklikler gösteren radyoimmün saptamalara dayandırılmıştır.

günün ilk günü olarak kabul edilir. Buna karşın, biyolojik bakış açısından, kanama döneminin sonunu yeni döngünün başlangıcı olarak kabul etmek daha uygundur. Bu noktada (Şekil 34.14'de 4. gün), uterus yüzeyi incedir ve ovaryumlarda olgun follikül yoktur. Ön hipofizden salgılanan FSH'nın follikül uyarıcı hormon etkisiyle, ovaryumdaki birkaç follikül büyümeye ve FSH ve LH'nın sinerjetik etkisiyle iki dişi eşey hormonundan biri olan östrojeni salgılamaya başlarlar. Kısa bir süre sonra folliküllerden biri üstünlük sağlayarak büyümeyi ve östrojen salgılamayı sürdürürken geri kalanların büyümesi durur. Östrojen, uterus yüzeyini uyararak kalınlaşmasını sağlar. Döngünün bu folliküler fazı (büyüme fazı), bir önceki menstrüyel akıntının bitmesinden itibaren ortalama 9-10 gün sürer.

Follikül büyüdükçe daha da fazla östrojen üretir (Şekil 34.14). Sonuçta östrojenin ulaştığı yüksek düzey (ya da bazı araştırıcılara göre, östrojenin zirveye ulaştıkça üretim hızının düşmesi), muhtemelen hipotalamustan salgılanan GnRH aracılığıyla, hipofizden ani ve büyük miktarda LH salgılanmasını uyarır. Bu LH patlaması, o sırada olgunlaşmış ve ovaryumun yüzeyinde çıkıntı yapmış olan follikülde ovulasyonu başlatır[1]. Ovulasyonun mekanizması henüz bilinmemek-

[1] Bazı araştırıcılar, ovulasyondan hemen önce meydana gelen hafif progesteron artışının, ovulasyonu başlatmada LH'yle birlikte sinerjetik etki yaptığını düşünürler.

tedir. Genellikle, follikül içindeki sıvının yaptığı basıncın duvarın patlamasına yol açtığı söylenir; fakat aksine, bu basıncın aslında ovulasyondan hemen önce, hafifçe düştüğüne ilişkin kanıtlar vardır. Ancak, açık olan bir şey vardır ki o da, follikül duvarının hormon etkisiyle incelmesinin, ovulasyonda önemli bir etmen olduğudur. Mekanizması ne olursa olsun, ovulasyon, döngünün folliküler ya da büyüme fazının bittiğini işaret eder.

Ovulasyondan sonra, LH, folliküler hücrelerde bazı değişiklikler başlatır ve bunun sonucunda follikül, kan damarlarınca zengin, sarımsı bir hücre kütlesine dönüşür.

Yırtılmış follikülden, LH'nın etkisiyle oluşmuş bu yeni yapıya ***korpus luteum*** (latince'de "sarı cisim") denir. Korpus luteum, ovaryumda bulunduğu yerden, ovulasyondan hemen önceki follikül kadar olmasa bile, östrojen salgılamayı sürdürür[2]. Korpus luteum aynı zamanda ikinci dişi eşey hormonu olan progesteronu da salgılar.

Progesteron, uterusu embriyo için hazırlamak işlevini görür. Uterus yüzeyi, folliküler fazda salgılanan östrojenin etkisiyle, zaten kalınlaşmış durumdadır. Şimdi de, progesteron, yüzeyde uzanan karmaşık bez sisteminin gelişmesini sağlar. Menstürasyon döngüsünün luteal fazı, bazen salgı fazı olarak da anılırsa da, bu isim biraz yanıltıcıdır; zira folliküler fazın son aşamalarında da uterus yüzeyinde bir miktar bez aktivitesi görülür. Progesteronun uterus yüzeyinde yol açtığı değişimler olmaksızın, döllenmiş yumurtanın uterusta tutunması mümkün değildir. Progesteron gerçek bir gebelik hormonudur.

Buna ek olarak, her ne kadar ayrıntılı mekanizması tamamen bilinmiyorsa da, yüksek düzeyde progesteron, bir sonraki döngünün başlamasını engeller. Burada progesteron, muhtemelen hipotalamusu etkileyerek GnRH salgılamasını baskılar ve böylece hipofizden FSH ve LH salgılanması azalarak ovulasyon için gerekli LH patlaması önlenmiş olur. Progesteron, doğrudan ovaryumdaki olgunlaşmamış follikülleri etkileyip bunların büyümesini ve östrojen salgılamasını da engelliyor olabilir. Sistemde belirli bir miktarda progesteron bulunduğu sürece, çok az follikül büyümesi olur. Kuşkusuz, progesteronun bu engelleyici etkisi, menstürasyon döngüsünün süresinin düzenlenmesinde önemli bir etmendir. Bu, aynı zamanda doğum kontrol haplarının etkisinin de temelidir. Bu haplar progesteron ve östrojen benzeri sentetik bileşikler içerirler. Düzenli olarak alındıklarında, FSH ve LH salgılanmasını engellerler (muhtemelen, hipotalamustan GnRH salgılanmasını baskılayarak) ve böylece, follikül büyümesini ve ovulasyonu -ve sonuçta gebeliği-önlerler. Gebelik önleyici tekniklerin çoğu gibi doğum kontrol hapları da bazen istenmeyen yan etkiler gösterirler. Bunlar arasında, migren türünde baş ağrıları, dolaşım bozuklukları, depresyon, cinsel istek azalması, deri pigmentasyonunda değişiklikler ve muhtemelen kalp krizi ve bazı kanser çeşitlerinde risk artışı (her ne kadar bunların diğer bazı kanser çeşitleri için riski azalttığına ilişkin kanıtlar varsa da) sayılabilir.

Eğer normal bir döngü sırasında döllenme meydana gelmezse, ovulasyondan yaklaşık onbir gün sonra korpus luteum gerilemeye başlar ve progesteron salgılaması azalır. Bu meydana geldiği zaman uterusun kalınlaşmış yüzeyi daha fazla korunamaz ve yüzeyin bir kıs-

[2] Sıçanlarda korpus luteumun varlığını koruması, LH'ya ek olarak prolaktin de gerektirir; fakat mevcut kanıtlar, insan da dahil olmak üzere, memelilerin çoğunda, korpus luteumun oluşması ve salgı aktivitesi için LH'nın tek başına yeterli olduğunu göstermektedir.

mının geri emilimi başlar. Memelilerin çoğunun aksine, insan ve diğer bazı yüksek primatlar, döngünün folliküler ve luteal fazlarında oluşan fazla dokuların hepsini geri ememezler ve bunların bir kısmı menstürasyon sırasında sıyrılıp atılır ki bu dönem yaklaşık dört beş gün sürer.

Korpus luteumun gerilemesi sonucunda progesteron düzeyi düşünce, üzerindeki engelleme kalkan hipotalamus, hipofizi, FSH salgılamasını artırmak üzere uyarır. Olgunlaşmamış folliküller üzerindeki engelleme de kalkar ve bunlar FSH'nın etkisiyle, büyümeye başlarlar ve böylece yeni bir döngü başlar. Normal bir menstürasyon döngüsündeki olayların sırası, Şekil 34.14'de şematik olarak sunulmuştur.

Görünen odur ki, sistemi yeniden başlatan kritik olay, muhtemelen, korpus luteumun gerilemesi sonucu progesteron düzeyindeki düşüştür. Fakat bu gerilemeye neden olan nedir? Henüz buna kesin bir cevap verilemez. Bu da demektir ki, menstürüyel döngünün zamanlamasındaki temel özellik bilinmemektedir. Kandaki hormon derişimlerini ölçmede kullanılan duyarlı yöntemler bulunmadan önce, LH salgılanmasının ovulasyondan sonra giderek azaldığı ve düzey, yeteri kadar düştüğünde korpus luteumun varlığını daha fazla koruyamadığı düşünülürdü. Fakat şimdi biliniyor ki, Şekil 34.14'de de gösterildiği gibi, LH düzeyi ovulasyondan hemen sonra ani bir düşüş göstermekte ve bu korpus luteumun gerilemesinden çok önce meydana gelmektedir. Son zamanlarda, ineklerde, gebe olmayan uterus tarafından üretilen ve özel bir taşıyıcı kan damarları sistemiyle ovaryuma getirilen bazı prostaglandinlerin, progesteron salgılanmasını durdurduklarına ilişkin güvenilir kanıtlar elde edilmiştir. Fakat ne insanlarda böyle bir taşıyıcı sistem bulunur ne de insan uterusunun ovaryumlara inhibe edici bir madde gönderdiğine ilişkin somut deliller vardır. Ovaryumun kendisinin prostaglandinler üreterek progesteron salgılanmasını durduruyor olması olasılığı da vardır; fakat bu konuda hala yeterli kanıt yoktur.

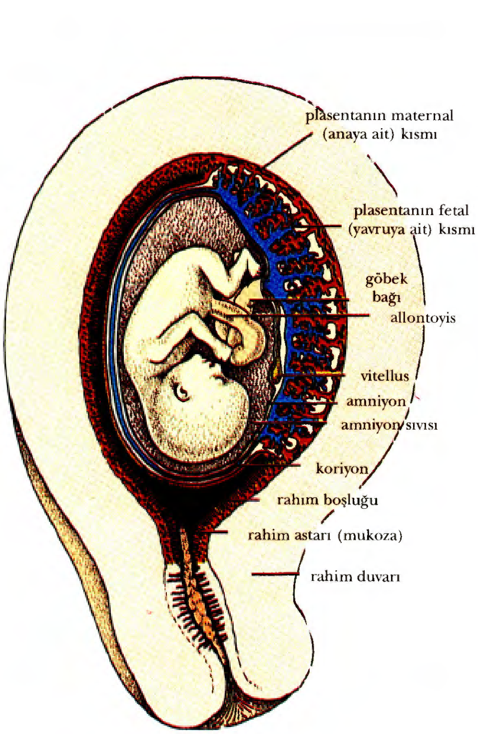
Kanama fazı sırasında, özellikle ilk birkaç günde, eski korpus luteumdan salgılanan progesteron ve östrojen düzeyi düşüktür ve yeni döngünün follikülleri de henüz önemli miktarda östrojen salgılamaya başlamamıştır. Kadının vücudu, ergenlikten sonra, eşey hormonlarının varlığında işlev görmeye alıştığından, her döngünün sonunda, luteal fazla bu hormonların azalması, genellikle fizyolojik ve psikolojik rahatsızlıklara yol açar. Bunlar arasında, aşırı duyarlılık (alınganlık), depresyon ve bazen mide bulantısı, uterusun kasılmalarının yol açtığı karın krampları yaygın olarak görülür.

Bir kadının üretkenlik döneminin sonunda, bir ya da iki yıl süren bir periyot olan ***menapoz***da ruhsal gerilim de görülür. Menapoz, normal olarak, 40 ila 50 yaşları arasında bir zamanda meydana gelir. Esas olarak meydana geliş nedeni, ovaryumların gonadotropinlerin uyarıcı etkisine karşı duyarlılıklarının azalması olabilir. Ovaryumlar geriler, geriye kalan folliküller ortadan kalkar ve östrojen ve progesteron salgıları düşük düzeylere inerler. Sonuçta uterus yüzeyinde döngüsel kalınlaşmalar olmaz ve böylece menstürasyon da görülmez. Menapoz sırasında hormon dengesindeki değişme, fizyolojik ve psikolojik rahatsızlıklara yol açabilir ve yeni fizyolojik güçlükler, yaşam boyu kalır; sık rastlanan bir olay, menstürasyon sonrası osteoporozistir; bunda, kemiklerin incelmesi ve zayıflamasının östrojen yokluğundan ileri geldiği düşünülür.

İnsanlarda ovulasyonun, kabaca, menstürasyon döngüsünün ortasında meydana geldiğini gördük. Bu ovulasyon kendiliğinden meydana gelir; bir kopulasyon uyarımına bağımlı değildir. Bununla birlikte, tavşan ve kedi gibi bazı memelilerde, ovulasyon, refleksle kontrol edilir; kopulasyondan kaynaklanan sinirsel uyarım, hipotalamusun ovulasyonu gerçekleştiren LH'nın hipofizden salgılanmasını uyarması için gereklidir. Ovulasyonun refleksle meydana geldiği hayvanlarda, ovulasyonun tam olarak ne zaman meydana geleceğini tahmin etmek mümkündür. Örneğin tavşanda kopulasyondan yaklaşık $10^{1/2}$ saat sonra meydana gelir. İnsan gibi, ovulasyonun kendiliğinden meydana geldiği canlılarda, böyle kesin tahminler yapılamaz. Yine de, ritim doğum kontrolü yönteminde ovulasyon zamanının, tahmin edilmesi önemlidir. Ritim yöntemi, döllenmenin her döngüde sadece çok kısa bir süre boyunca meydana gelebileceğinin bilinmesi esasına dayanır. Döngünün diğer bölümlerinde, gebelik riski olmaksızın kopulasyon mümkün olur. Mevcut kanıtlar, insan yumurta hücrelerinin, ovulasyondan 12 saat (en fazla 24 saat) sonra harap olmaya başladığını ve bu süreden sonra artık döllenemez duruma geldiklerini göstermektedir. Diğer bir ifadeyle, spermler ancak ovulasyonu izleyen 12-24 saat arasında oviduktun yukarı üçte bir kısmında bulunurlarsa döllenme meydana gelebilir. Bu durumda teorik olarak 28 günlük döngünün diğer 27 gününde gebelik mümkün olmaz.

Burada, hemen spermlerin dişi üreme kanalındaki yaşam süresi konusu önem kazanır. Daha önce söylediğimiz gibi, bir boşalmada vajinaya yaklaşık 200 milyon sperm hücresi bırakılır. Vajinadaki koşullar spermler için oldukça olumsuzdur ve çok sayıda sperm, daha serviksi geçme şansı bulamadan ölür. Milyonlarcası, uterus ya da ovidukta ölür ya da dölleme yeteneğini kaybeder; milyonlarcası ya yanlış ovidukta giderler ya da ovidukta hiç ulaşamazlar. Oviduktun yukarı kısımlarına yolculuk, böylesine küçük cisimler için son derece uzun ve tehlikelidir. Bununla birlikte, spermlerin vajinadan oviduktun yukarı kısmına doğru hareketinin sadece spermlerin kendi yüzme hareketlerine bağımlı olmadığını gösteren kanıtlar vardır; dişi üreme kanalının kasılmaları ki, seminal sıvı içinde bulunan prostaglandinler ve arka hipofizden salgılanan oksitosin tarafından artırılır, spermlerin hedefe doğru taşınmasında kısmen yardımcı olur. Mevcut bulgular, insan spermlerinin dişi eşey kanalında 48 saat ya da daha az süreyle dölleme yeteneğini kaybetmeden kalabileceğini göstermektedir. Bu süre birçok diğer hayvanın spermleri için çok daha uzundur. Örneğin bazı yarasalar sonbaharda çiftleşirler; fakat ilkbahara, hibernasyon sonrasına kadar ovulasyon yapmazlar. Dolayısıyla spermler birkaç ay boyunca canlı kalmalıdırlar. Arılar ve karıncalar gibi bazı omurgasızlarda spermler, dölleme yeteneğini kaybetmeksizin yıllarca dişi vücudunda saklanabilirler. Böylece, bir çiftleşme, bir kraliçe arı için on binlerce ya da yüzbinlerce yavru ürettiği tüm bir üreme yaşamı boyunca yetecek kadar sperm sağlayabilir.

Bir insan yumurta hücresinin canlı kalabileceği süre en fazla bir gün, sperminin en fazla iki gün olduğundan, kopulasyonun gebelikle sonuçlanabileceği yaklaşık üç günlük bir süre vardır. Bu da yumurtanın döllenebilir olduğu gün ile bunu izleyen iki gündür. Fakat hangi üç gün? Bu soruya tam ve kesin bir cevap verilememesi, ritim yöntemini güvenilmez kılar. Bu üç günün, menstürasyon döngüsünün ortalarına denk geldiği bilinmekle birlikte, herhangi bir döngünün uzunluğu kesin olarak tahmin edilemediğinden, bunun orta



34.15 Gebe bir kadının uterusu
Plesenta, hem maternal hem de fetal bileşenlerden oluşmuştur. Fetal yapılar koriyondan köken alır. Maternal ve fetal kılcal damarlar yan yana bulunurlar ve besin maddelerinin fetal dolaşıma difüze olması sağlanır. Fetal kılcallar tarafından absorbe edilen besinler, umbilikal kord tarafından, amniyon kesesinden amniyon sıvısı içinde yer alan embriyoya taşınırlar.

noktası da bilinemez. Birçok kadında döngü çok düzensizdir ve 8-15 gün, ya da daha fazla sapmalar gösterebilir. Hatta döngüleri çok düzenli olan kadınlarda bile, bir yıl içinde dört ya da beş günlük sapmalar olabilir. Hastalıklar ya da üzüntüler, ovulasyonu geciktirip, hipotalamusun gonadatropin salgılatmasını değiştirerek döngüyü uzatabilirler. Kopulasyonun ovulasyonu çabuklaştırdığına ve böylelikle döllenme şansını artırdığına ilişkin bulgular da vardır. Normalden kısa ya da uzun döngüler, esas olarak, folliküler fazın süresindeki değişiklikten kaynaklanır. Döngünün en az değişken süresi, luteal faz, ovulasyon ile bir sonraki kanamanın başlangıcı arasındaki zaman aralığı gibi görünmektedir. Bu fazın ortalama süresi 14 ile 15 gün arasındadır. Fakat luteal fazın bu nispeten kararlı süresi ovulasyon gününün tahmin edilmesine çok az yardımcı olur; zira bir sonraki kanamanın ne zaman başlayacağını önceden bilmenin bir yolu yoktur. Dolayısıyla bundan 14 ya da 15 gün geri sayıp ovulasyon tarihini saptamak mümkün olmaz.

GEBELİĞİN HORMONAL DENETİMİ

Buraya kadar olan tartışmalarımızda, gebeliğin meydana gelmediğini ve her döngünün bir menstürasyonla sonlandığını varsaydık. Şimdi gelin, bunun yerine yumurta hücresinin ovulasyondan 12 saat kadar sonra döllendiğini varsayalım. Vajinaya salınan milyonlarca sperm hücresinden sadece bir tanesi yumurta hücresine girip onu döller. Bu bir hücre, yumurtayı döller döllemez, yumurtanın en dış zarının yoğunluğu değişir ve diğer sperm hücrelerinin girmesine izin vermez ve onlar da kısa süre sonra ölürler. Döllenmiş yumurta ya da zigot, ovidukttan aşağı hareket eder. Bu hareket, muhtemelen ovidukt duvarındaki dairesel kasların kasılması sonucunda hareket eden sıvı tarafından taşınmak şeklinde meydana gelir. Hareketin hızı kısmen östrojen tarafından kontrol edilir. Bu taşınma günleri sırasında hücre bölünmesi başlar ve bir embriyo oluşur. Bu olay Bölüm 13'de özetlenmiştir.

İnsan embriyosu, döllenmeden 8-10 gün sonra uterus duvarına tutunur. Döllenmeyle duvara tutunma arasında geçen sürede, embriyonun beslenmesi, kendisinin sınırlı miktardaki vitellusu ve dişi eşey kanalındaki bezlerden salgılanan maddelerle sağlanır. Tutunmadan önceki süre, türden türe değişir; koyunda 20-22 gün, inekte 35 gün ve atlarda 56 güne kadar uzayabilir. Az sayıda türde ise bu süre çok daha uzundur ve embriyonun bu süre içerisindeki gelişmesi çok yavaş ilerler ve hatta durur. Tutunmanın gecikmeli olduğu memeliler arasında boz ayı (yaklaşık beş ay), beyaz gerdanlı zerdava (altı ay), Amerikan porsuğu (iki ay) ve armadillo (14 hafta) vardır.

Embriyonun uterus yüzeyine implante olmasından sonra, embriyonik zarlar ***umbilikal kord**u* (***göbek bağı***) oluştururlar. Bu bağ içinden, allantoisteki kan damarları, büyük bir yapı olan ***plasenta**ya* bağlanırlar. Plasenta embriyonik zarlardan (esas olarak koriyon) ve yanıbaşındaki uterus dokusundan oluşur (Şekil 34.15). Plesantanın içinde, embriyonun ve annenin kan damarları birbirine çok yakın seyrederler; fakat bunlar birleşmezler ve matenal ve fetal kanlar birbirine karışmaz. Plasentada madde değiş tokuşu anne ve embriyo kanları arasında difüzyonla gerçekleşir; besin maddeleri ve oksijen anneden embriyoya doğru, boşaltım atıkları ve karbondioksit embriyodan anneye doğru hareket eder (bakınız Şekil 30.6 B, s. 847).

Daha önce gördüğümüz gibi, implantasyon ve gebelik sırasında

Ek Okuma

İNSAN EMBRİYOSUNUN GELİŞMESİ

İnsanlarda yumurta, ovulasyondan hemen sonra, henüz oviduktun yukarı kısımlarındayken döllenir. Bölünmeye başlar ve döllenmeden 6-10 gün sonra, uterus duvarına tutunduğu sırada blastula aşamasına gelir. Tutunma işlemi sırasında, embriyoyu, gelişmesinin geri kalan kısmında sıvı dolu bir ortamda tutacak olan amniyon oluşmaya başlar.

23. günde diğer iki embriyonik zar-koriyon ve allantoyis-uterusun maternal dokularıyla birlikte işlev gören bir plasenta oluşturmuştur. Koriyon, plasentanın fetal tarafındaki parmak benzeri villusları, allantoyis ise kan damarlarını oluturur (bakınız Şekil 34.15). Bu zamana kadar sinir yarığı tamamlanmış, mezoderm de iyi gelişmiş ve tek tek segmentler (somitler) kolayca ayırdedilebilir duruma gelmişlerdir. Tübüler embriyonik kalp, haftada bir atmaya başlamıştır. Gelişmenin ilk ayının sonunda, şimdi artık kol ve bacak tomurcukları belirmiş olan embriyo 5 mm uzunluğundadır. Eller ayaklar henüz parmaksız eldiven gibidir ve el ve ayak parmakları henüz birbirinden ayrılmamıştır.

İkinci ay sırasında embriyonun boyu yaklaşık 30 mm'ye ağırlığı ise 1 grama ulaşır. Bu ayın sonunda (yani gelişmenin 8. haftasından sonra) embriyoya ***fetus*** adı verilir ve artık o bir insandır. Birbirinden oldukça ayrı gözleri olan düz bir yüzü vardır ve el ve ayak parmakları birbirinden ayrılmışlardır (Şekil 13.11B, S. 348). Beyin yapısal organizasyon göstermeye başlamıştır ve duyu organlarının oluşumu oldukça ilerlemiştir. Kaslar mümkün olan bazı hareketlere yeterli olacak kadar farklılaşmıştır. İskelet sertleşmeye başlamıştır. Kan hücrelerinin esas yapım yeri olarak görev yapan karaciğer, orantısal olarak, daha sonra olacağından daha büyüktür.

Gelişmenin ilk iki ayı süresince embriyo ciddi bozukluklara yol açabilecek çeşitli faktörlere özellikle duyarlıdır. Örneğin eğer bu süre içinde anne kızamıkçığa yakalanacak olursa, normalde orta şiddetteki viral hastalık, fetusta kalp bozukluklarına, gözlerde katarakta ya da sağırlığa yol açabilir. Anne tarafından gebeliğin erken dönemlerinde alınan sakinleştirici ilaç, talidomitin yol açtığı felaket kamuoyu tarafından iyi bilinmektedir. Geçtiğimiz yıllarda annenin alkol ve kokayin kullanması sonucunda ortaya çıkan fetus anormalliklerinde (fetal-alkol sendromu) dikkat çekici bir artış olmuştur. Kimyasalların yol açtığı bu problemler sadece morfolojik bozuklukları değil, ciddi zeka geriliği ve kişilik bozukluklarını da içermektedir.

13. haftanın sonunda (Şekil 13.11 C, S. 348) fetus yaklaşık 100 mm uzunluğundadır ve vücut oranları, doğumla beklenenlere doğru yaklaşmıştır. Fetusun cinsiyeti dışarıdan saptanabilir. Beyin son şeklini almaya başlamış ve duyu organları neredeyse tamamlanmıştır. Kalp de hemen hemen son şeklini almıştır. Kendiliğinden hareketler sıklaşmıştır.

Gelişmenin bu noktasında, tüm fizyolojik sistemlerin temel modeli oluşmuştur. Fetal gelişmenin geri kalan kısmı büyük ölçüde, ince ve ayrıntılı işlerin ve tüm vücut büyüklüğünde artışın kombinasyonundan oluşur (fetusun ağırlık artışının %90'ından fazlası son dört ayda olur). Bu sırada, kemik iliği, kan hücrelerinin esas yapım sorumluluğunu karaciğerden devralır. Gözler ışığa ve daha sonra kulaklar sese duyarlılık kazanır. Birçok yeni beyin hücresi yapılır ve çok sayıda yeni sinir devreleri kurulur ve bunlar doğuma kadar ve doğumdan sonra da işlev yaparlar.

24. haftanın sonunda, eğer solunum yardımı alır ve bir inkübatör içinde tutulursa, fetusun uterus dışında yaşama şansı yüksektir. Yine de o kadar küçük (yaklaşık 0.7 kg) ve az gelişmiştir ki, hayatını aylarca tehdit edecek birçok tıbbi problemle karşı karşıyadır. Diğer yandan, eğer doğum tam zamanında (ortalama olarak annenin son düzenli menstürasyon periyodunun başlangıcından 280 gün sonra) gerçekleşirse, yaşama şansı yüksektir.

Doğum sırasında dolaşım sisteminde, çok önemli çeşitli yapısal değişiklikler meydana gelir: Plasenta dolaşımı kesilir, duktus arteriyosus (pulmoner arter ile aorta arasındaki kestirme yol) kapanır, akciğerler ilk kez havayla dolar, kan pulmoner sisteme girmeye zorlanır ve fetal hemoglobin yapımının yerini erişkin tip alır.

uterus iç yüzeyinin korunması için progesteron gereklidir. Fakat yine gördük ki, normal bir menstürasyon döngüsünde, döllenme olmadığı zaman, korpus luteum gerilemeye başlamakta ve progesteron salgılamayı kesmektedir. Bunun sonucunda da menstürasyon meydana gelmektedir. Bu olaylar dizisinin meydana gelmesine gebelikten sonra izin verilmeyeceği açıktır. Aksi taktirde uterus yüzeyi implante olmuş embriyoyla birlikte sıyrılıp atılır. Gebelik oluşunca korpus luteum gerilemez ve gebelik süresinin büyük kısmında varlığını korur. Bu nasıl mümkün olabilir? Plasentanın koriyonik kısmı kısa bir süre sonra bir gonadotropik hormon (insan koriyonik gonadotropini ya da HCG) salgılamaya başlar. Bu hormon, korpus luteumun varlığını korumasını sağlar. Böylece progesteron salgılanması ve dolayısıyla gebelik sürer. Gebe bir kadında o kadar çok HCG üretilir ki, bunun büyük kısmı idrarla atılır. Yaygın olarak kullanılan birçok gebelik testi hatta market raflarından elde edilebilen bazıları bile bu esasa dayanır ve kısa sürede güvenilir sonuçlar verir.

Her ne kadar progesteron, gebeliğin erken dönemlerinde gerekliyse de, insanlarda iki ay kadar sonra gerekliliği ortadan kalkar. Bu süreden sonra ovaryumların uzaklaştırılması gebeliği sonlandırmaz. Çünkü ovaryumlar alındıktan sonra da hala idrarda rastlanan östrojen ve progesteron, giderek artan miktarlarda plasenta tarafından üretilir.

Progesteronun korpus luteum tarafından gerçekleşitirilen erken salgısının gerekliliği, RU 486 olarak bilinen bir düşük yapıcı kimyasalın etkisinin temelini oluşturur. Bu madde uterus ve hipotalamustaki hücrelerde bulunan progesteron reseptörlerini bloke eder. Bloke olan reseptörler bu hücrelerin DNA'sına bağlanamaz ve sonuçta gebeliği düzenleyen bazı kritik genler çalışamazlar. Eğer gebeliğin ilk dokuz haftasında, prostaglandinlerle birlikte alınırsa, RU 486 hemen her zaman gebeliği sonlandırır. Bu progesteron taklidinin, işi plasenta devraldıktan sonra neden gebeliği sonlandırmadığı ise henüz açıklık kazanmamıştır.

DOĞUMUN VE SÜT VERMENİN HORMONAL DENETİMİ

Doğum olayını denetleyen hormonların arasındaki karmaşık etkileşimleri açıklayabilmek için hala çok sayıda araştırmaya gereksinim vardır. Bugün için en iyi kanıt, plasentadan prostaglandin üretimindeki artışın doğumun başlamasındaki en önemli rolü oynadığıdır. Gebeliğin sonlarındaki bu artışın en büyük uyarıcısı, yine plasenta tarafından yapılan östrojen salgısının artmasıdır. Bu salgının kendisi de, en azından kısmen, fetal adrenal korteksten östrojen öncüllerinin salgılanmasındaki artışın bir sonucudur. Primatlar dışındaki bazı memelilerde, gebeliğin sonlarında, plasenta progesteronu, ki kas kasılmasını büyük ölçüde engeller, östrojene dönüştürmeye başlar. Bunun sonucunda plazma progesteron düzeyi düşünce, uterus kası uyarılara daha duyarlı hale geliyor olabilr. Arka hipofizden salgılanan (belki de plasentadan da salgılanan) oksitosinin, uterusun kasılmasını kuvvetle uyardığı bilindiğine göre, bu hormonun da doğumun başlamasına katkıda bulunması muhtemeldir.

Doğumda önemi olan bir başka hormon gebelik sırasında ovaryumlardan ve plasentadan salgılanan ***relaksin***dir. Bu hormonun etkisi, kalça kemikleri arasındaki bağları gevşetmektir. Böylece, doğum

kanalını genişleterek doğumu kolaylaştırır. Relaksin aynı zamanda, serviksin yumuşatılmasına ve genişlemesine yardımcı olur. Relaksinin aktivitesi östrojenler tarafından artırılır.

Doğum gibi, süt vermenin hormonal denetimi de karmaşıktır ve tamamen anlaşılamamıştır. İnsanda meme bezlerinin büyümesi ve genişlemesi, östrojen, progesteron, tiroksin, insülin, büyüme hormonu, prolaktin, glukokortikoyitler ve insan plasental laktojeni (plasenta tarafından üretilen güçlü bir prolaktin benzeri hormon) arasındaki karmaşık etkileşimlerle denetleniyor gibi görünmektedir. Doğum sonrası, gelişmiş meme bezleriyle süt vermenin başlaması ve sürdürülmesi ise esas olarak prolaktin ve glukokortikoyitler tarafından denetlenmektedir. Bu hormonların süt vermeyi başlatıcı etkisi doğum sırasında süt yapımını inhibe eden eşey hormonları ortadan kalkınca kendini gösterir.

Meme bezlerinden süt salgılanması, hem sinirsel hem de hormonal mekanizmaları içerir. Emme, hipotalamusun, arka hipofizde depolanmış olan oksitosinin salgılanmasını başlatan bölgesinin sinirsel olarak uyarılmasına yol açar (ineklerde buzağının görülmesi ya da süt kovalarının tıngırtısının duyulması aynı etkiyi yaratır). Salgılanan oksitosin de, meme bezlerinde, içinde süt depolanmış olan çok sayıda ince bölmenin kasılmasını başlatır. Bu kasılma, sütü, meme bezine açılan kanallara geçmeye zorlar. Adrenalin bu süt ejeksiyonu olayını inhibe eder.

ÇALIŞMA SORULARI

1. Mademki iç döllenmenin, eşeysel rekombinasyonun verimini artırmanın bir yolu olarak evrimleştiği ileri sürülüyor, bu durumda insanın bir boşalmasında neden ortalama 200 milyon sperm bulunduğunu anlamak güçtür. Bunun da ötesinde, döllenecek olan yumurtanın, oldukça (ve görünürde gereksiz ölçüde) uzun, kıvrımlı ve kimyasal olarak elverişsiz bir yolun sonunda yerleşmiş olması, döllenme verimini artırmaya yönelik bir seçilimin sonucu olamaz. İnsanın üreme fizyolojisiyle ilgili bildiklerinizi göz önüne alarak, hangi koşullar altında erkek ve dişi sistemlerinin yararlı oldukları kanıtlanır? (Çeşitli sosyal düzenlemeleri ve her iki eşeyin bencil perspektiflerini göz önüne almayı unutmayın.)
2. İnsan bir östrus ya da "kızgınlık" periyodu olmayan tek memeli olabilir. Bizim türümüz için böyle bir ayrıcalı sistemin gelişme nedenleri neler olabilir? (S. 938)
3. Menapozun evrimsel mantığı ne olabilir? (Erkeklerde buna karşılık gelen bir üreme potansiyeli azalmasının olmadığını akılda tutun).
4. Fetal kan dolaşımının anneninkinden ayrı tutulmasının nedenlerinden bazıları neler olabilir? (S.988)
5. Memelilerin çoğunda (ve insan dışındaki primatların tümünde) dişinin memeleri gebeliğin ileri dönemlerine kadar görünür değildir. Gebelikten önce önemsiz derecede meme dokusuna sahip olan insan dişisinin bile, gebelikte belirgin memeleri olanlar kadar süt üretebildiği bilindiğine göre, bu müstesna yapıların evrimiyle ilgili bazı olası senaryolar neler olabilir.

BÖLÜM İLE İLGİLİ KAVRAMLAR

- İç ve dış döllenmelerin karşılaştırılması.
  Bedelleri ve yararları.
- Kuş yumurtalarının işlevsel anatomisi
- İnsanda erkek üreme sistemi.
  İşlevsel anatomi.
  Hormonal kontrol ve gelişme
- İnsanda dişi üreme sistemi.
  İşlevsel anatomi.
  Ovulasyonun hormonal kontrolü
  Gebeliğin hormonal kontrolü
  Plasentanın işlevsel anatomisi
  Doğumun ve süt vermenin hormonal kontrolü

ÖNERİLEN KAYNAKLAR

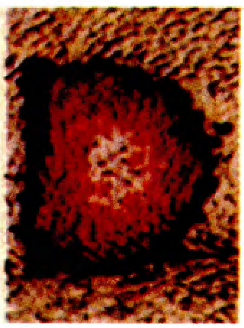
EPEL, D., 1977. The program of fertilization, *Scientific American* 237 (5). (Offprint 1372) *A discussion of the initial events of fertilization.*

RAHN, H., A. AR, and C. V. PAGANELLI, 1979. How bird eggs breathe, *Scientific American* 240 (2). *On the development of bird embryos, with special attention to circulation, gas exchange, and waste disposal.*

ULMANN, A., G. TEUTSCH, and D. PHILIBERT, 1990. RU 486, *Scientific American* 262 (6). *On the biochemistry of an abortion-inducing drug.*

Bölüm 35

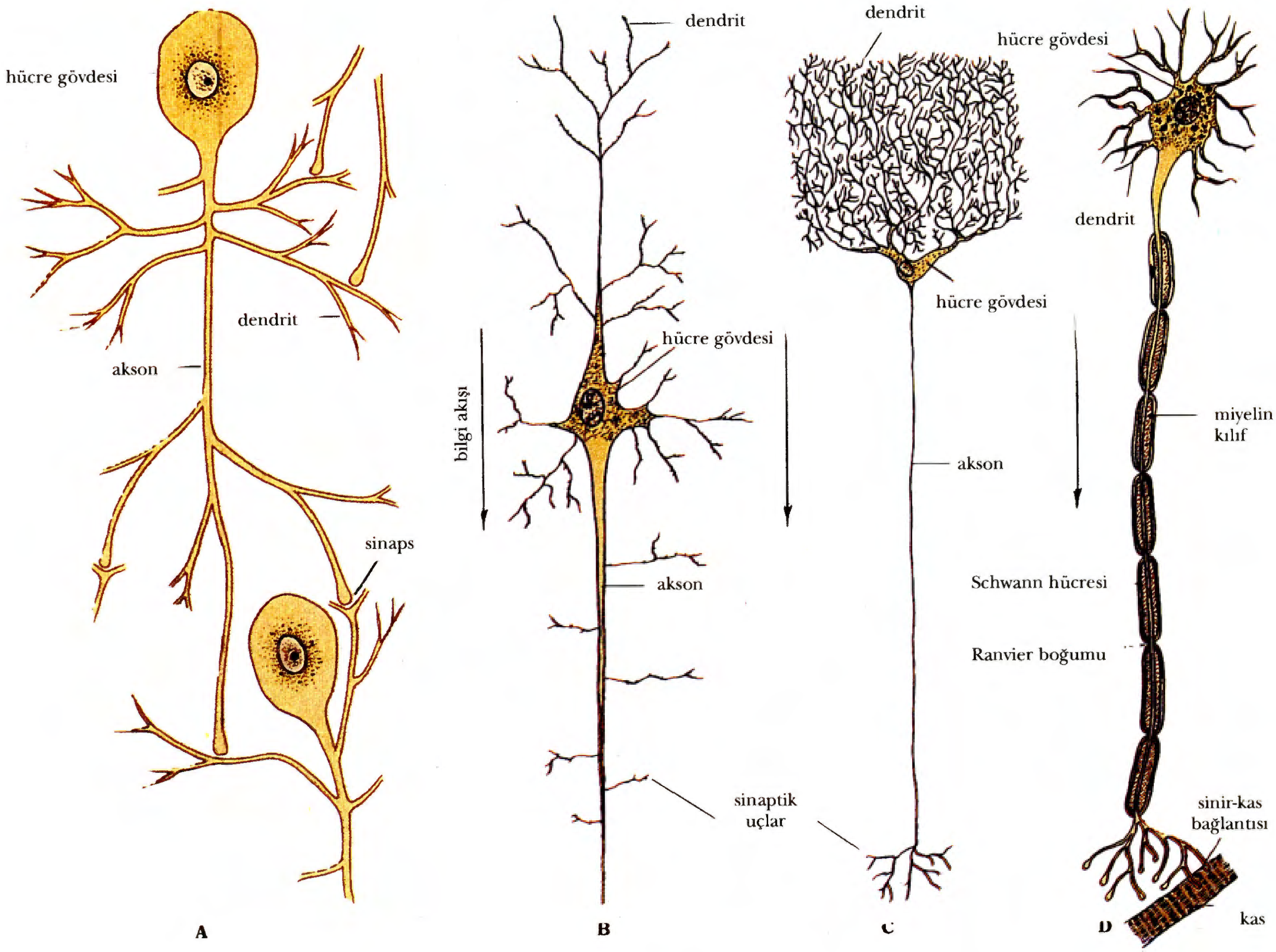
SİNİRSEL KONTROL



Daha önce gördüğümüz gibi, endokrin sistem, çok hücreli organizmalarda farklı hücreler ve dokular arasındaki iletişimi sağlamakta ve böylece hedef hücrelerde bir tepkiyle sonuçlanan bilgi akışında kritik bir bağlantı oluşturmaktadır. Kimyasal iletişim, organizmanın tümünün bir merkezden kontrolünü de olası kılar. Bu hormonal kontrol,. hedef hücrelerinin kimyasını değiştirme yeteneğine sahip çeşitli moleküler haberciler tarafından başarılır. Fakat tüm hayvanlar, birçok bakteri ve protist ve hatta bazı bitkiler için hormonal iletişim ve kontrol, çevreden gelen duyusal bilginin birleştirilmesi için gerekli temel aktiviteler açısından çok yavaştır. Bu organizmalarda elektriksel iletişim bu gereksinimi karşılamak için gelişmiştir. Bunu yaparken, bir çeşit pil şarj edicisi olan sodyum – potasyum pompasını, kimyasal kontrolde rol oynayan çeşitli zar reseptörlerini ve iyon kanallarını (sinir hücrelerinde bilgiyi toplamak ve uyarıları iletmek için kullanılırlar) ve hatta (hayvanlarda) ekzositozu, diğer hücrelerle iletişim kumak amacıyla ham madde olarak kullanır.

SİNİR SİSTEMLERİNİN ORGANİZASYONU VE EVRİMİ

Elektriksel ya da kimyasal bir uyarıya karşı verilen her cevap, dört aşama içerir: (1) uyarının farkedilmesi, (2) bir sinyalin iletilmesi, (3) sinyalin "işlenmesi" ve (4) cevap. Bu aşamalar, oransal olarak basit prokaryotlardan, bizim gibi karmaşık çok hücrelilere kadar bütün organizmalarda bulunur.



35.1 Çeşitli nöron morfolojileri
Bilgi normal olarak dendritler tarafından toplanır, akson boyunca iletilir ve sinaps adı verilen bağlantı bölgelerindeki son uçlarla diğer hücrelere aktarılır. Omurgasızlarda nöronun hücre gövdesi genellikle bilgi yolunun dışında yer alır (A). Omurgalılarda (B,C,D) hücre gövdesi normalde dendritlerle akson arasında yer alır ve daha uzun olan aksonlar genellikle bir dizi miyelin kılıfla sarmalanmışlardır.

SİNİR HÜCRELERİNİN ANATOMİSİ

Çok hücreli organizmaların özelleşmiş sinir hücreleri, ilkin bir hücreli ökaryotlardan evrimleşmişlerdir ki, bunlarda da, günümüz bakterilerinde ve hareketli protistlerde olduğu gibi, tek bir hücre içinde bilgi akışının her dört aşaması mevcuttu. Bunun aksine, çok hücreli hayvanlardaki özelleşmiş sinir hücrelerinin ***(nöronların)*** anatomisi, bunların uyarılma, iletim, işleme ve tepki kontrolündeki belirli rollerini çoğunlukla yansıtır. Görüşler ne olursa olsun, bütün nöronlar aynı işlevsel organizasyona sahiplerdir ve bu, onlara bilgi toplama - doğrudan çevreden (duyu hücresi olarak) ya da diğer nöronlardan ya da her ikisinden birden- ve bunu, diğer nöronlara, kas hücrelerine ve salgı hücreleri gibi hedef hücrelere aktarma yeteneği verir. Tipik bir sinir hücresinde, içinde çekirdeğin bulunduğu genişlemiş bir hücre gövdesi ve bir ya da daha fazla sayıda uzantı ya da sinir lifleri bulunur. Genellikle bilgiyi alan lifler ***dendritler,*** bilginin diğer hücrelere iletildiği lifler ise ***aksonlardır*** (Şekil 35.1A–D). Aksonların sonundaki özelleşmiş son uçlar sinyalleri hedef hücrelerin dendritlerine aktarırlar. Omurgalılarda dendritler genellikle hücre gövdesine bağlanırlarken (Şekil 35. 1B–D), omurgasızlarda akson, genellikle doğrudan dendritlere bağlıdır. Böylece, hücre gövdesi bilgi akış yolunun dışında bırakılmış olur (Şekil 35.1A). İleride göreceğimiz gibi, sinirsel işlemlerin çoğu bu parmak benzeri dendritlerin ve (omurgalılarda) hücre gövdesinin üzerinde meydana gelir.

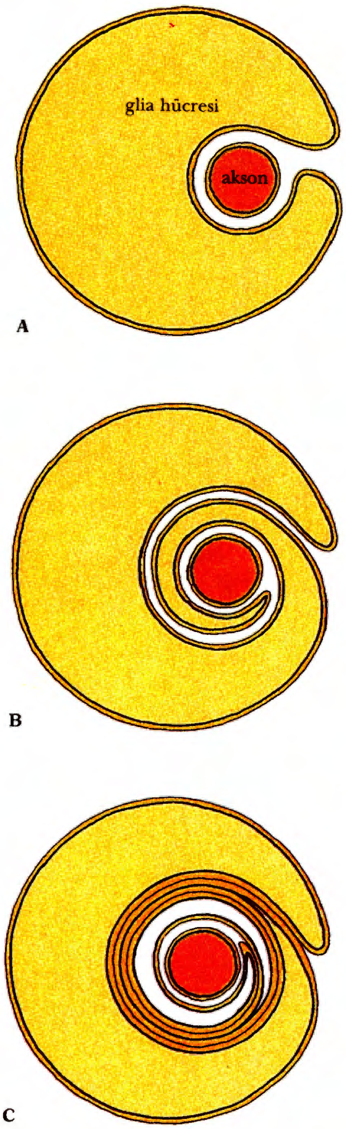


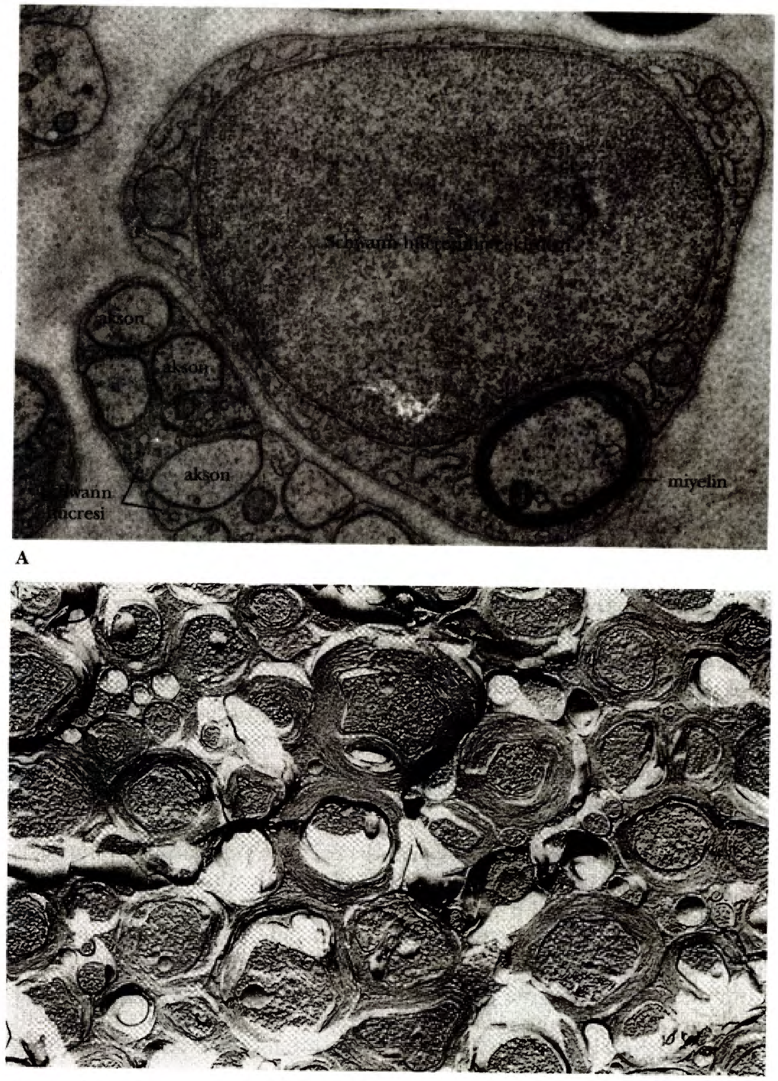
35.2 Nissl cisimiciğinin elektron mikroskopundaki fotoğrafı
42.000 büyütmede Nissl cisimciği olarak bilinen ve ışık mikroskobunda görülebilen granüllü materyal, yassılaşmış endoplazmik retikulum sisternalarından ve çok sayıda ribozomdan oluşur. Ribozomların çoğu sisterna zarlarına doğrudan bağlı değildir.

Dendritler genelde kısadırlar ve çok sayıda bulunurlar. Bunlar belki de binlerce başka hücreden sinyal alırlar. Birçok dendrit, çok sayıda dallanma yapar ve saçaklı bir görünüşe sahiptir. Boyanıp ışık mikroskobunda incelenirse, bunların sitoplazmasında bol miktarda koyu renkli tanecikli bir materyal olduğu görülür (Nissl cisimciği). Elektron mikroskobunda incelenecek olursa, bunların, kapsamlı bir şekilde, yassılaşmış endoplazmik retikulum sisterna ağı ve bunlara bağlı çok sayıda ribozom olduğu görülür (Şekil 35.2).

Dendritlerin çok sayıda olmasının aksine, her nöronda genellikle bir akson bulunur ve bu genellikle dendritlerden daha uzun ve daha kalındır. Çok sayıda dallanma göstermesine karşın ağsı bir görüntüsü yoktur ve Nissl cisimcikleri içermez. Bu histolojik farklılıklar, diğer hücrelerden bilgiyi alan dendritler ile bunu diğer hücrelere ileten akson arasındaki temel işlevsel farklılığı yansıtır. Buna karşın yakın geçmişte durumun biraz daha karmaşık olduğu anlaşılmıştır. Dendritler bazen diğer dendritlerle ***sinaps*** (bilgi bağlantısı) kurarlarken, aksonlar da bazen özellikle başlangıç bölgesinde ve son uçlarında sinapslar yapmaktadırlar. İleride göreceğimiz gibi, bu sinapslar sinir sisteminde bilginin işlenmesi bakımından son derece önemlidirler.

Omurgalıların merkezi sinir sisteminde (MSS), nöronlar, ***nöroglia*** (ya da kısaca glia) adı verilen çok sayıda hücreyle sıkı bir bağlantı içindedirler. Beyinde glia hücreleri nöronların 10 katı fazla sayıda bulunur va kraniyal hacmin yaklaşık yarısını kapsarlar. Bazı glia hücreleri nöronlara besin maddesi sağlarlar ve nöronların salgıladığı maddeleri absorbe ederek homojen bir çevrenin korunmasına yardımcı olurlar. Absorbe edilen bu maddelerin çoğu, nöronların yeniden kullanımı için onlara geri döndürülür. MSS'nin en azından bazı bölgelerinde, glia hücreleri gelişme sırasında nöronların göç etti-





35.3 Miyelin kılıfın oluşması
Başlangıçta miyelinsiz akson, glia hücresinin oluşturduğu bir cepte uzanır (A). Glia hücresinin zarı aksonun etrafını sarmalamaya başlar (B). Zar, aksonu sıkıca sararak miyelin kılıfı oluşturur (C).

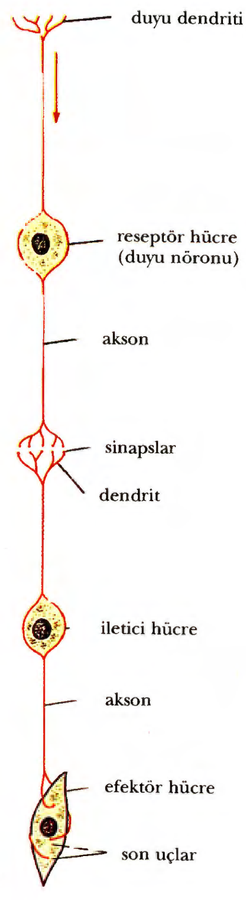
35.4 Sinirlerin enine kesitinin elektron mikroskop fotoğrafı
(A) Bir kobay sinirinin bir kısmından elde edilen bu (taransmisyon) elektron mikroskop fotoğrafında nöronların aksonları Schwann hücreleri tarafından sarmalanmış olarak görülmektedir. Sol altta tek bir Schwann hücresi çeşitli miyelinsiz aksonları sarmalamaktadır. Sağ alttaki aksonun, Schwann hücresinin içeri doğru kıvrılmış zarında oluşan bir miyelin kılıfı vardır. Schwann hücresinin büyük çekirdeğine dikkat ediniz (B) Bu freeze-fracture elektron mikroskop fotoğrafında, merkezi sinir sisteminde enine kırılmış çok sayıda miyelinli akson görülmektedir. Miyelin kılıflardaki tipik plazma zarı tabakalanmasına dikkat ediniz.
Richard L. Roberts, Richard G. Kessel, Hai-Nan Tung'un *"Freez Fracture Images of Cells and tissues"* Oxford University Press, NY © 1991 kitabından

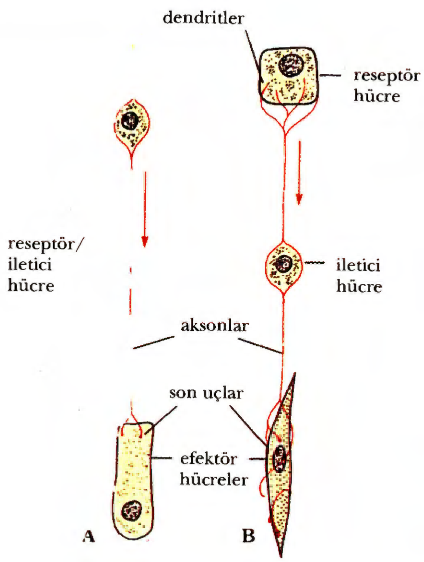
ği ve aksonların hedeflerine ulaşmak üzere uzadıkları yolları oluştururlar. Astrosit adı verilen bazı glia hücreleri birbirleriyle kimyasal olarak haberleşebilirler. Bunun için, uzak mesafelere; fakat nöronlardaki elektriksel iletimden daha yavaş olarak mesajlar iletebilirler. Glialar arasındaki bu haberleşmenin sinir sisteminde ne rol oynadığı bilinmemektedir.

Omurgalılarda bulunan ve miyelini oluşturan bir tip glia, özellikle iyi anlaşılmıştır. Bu özelleşmiş hücrelerin zarı, MSS'de bir çok nöronun aksonunun etrafını tekrar tekrar sarmalayarak yoğun lipit içeren ***miyelin kılıfı*** (Şekil 35.3) meydana getirir. Bu miyelin kılıf yaptığı izolasyonla komşu aksonlar arasında "çapraz konuşma"yı önler. MSS'nin periferinde yer alan birçok omurgalı aksonu, nöral tepeden kaynaklanan ve ***Schwann hücresi*** adı verilen hücreler tarafından oluşturulan ve aynen MSS'deki glia hücrelerinin yaptığı gibi, miyelin kılıflarla sarmalanmışlardır (Şekil 35.4). Miyelin kılıflar, nöron zarının "şarj edilmesi gereken" alanını küçültürler (böylece bununla ilgili metabolik harcamayı azaltmış olurlar) ve aksonlar da impulsun iletim hızını yükseltirler. Miyelin kılıf bir glia ya da Schawann hücresinin sona erip diğerinin başladığı ve ***Ranvier boğumları*** adı verilen düzenli aralıklarla kesintiye uğrarlar (Şekil 35. 1D).

BASİT SİNİR YOLLARI

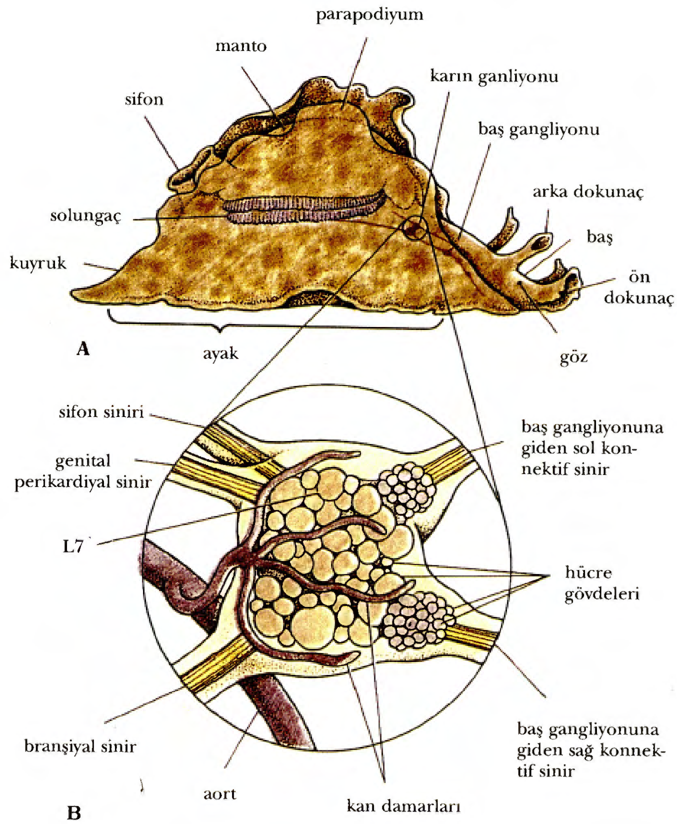
Süngerlerden yukarıda yer alan bütün hayvan gruplarında, bazılarında çok ilkel bile olsa, bir çeşit sinir sistemi bulunur. Birçok sölenter dokunaçında, olabilecek en basit sinir yolunu görürüz. Bu yol, iki özelleşmiş hücreden oluşur; bunlardan biri duyusal bir almaç/iletici nöron, diğeri de bir efektör (tepki) hücresidir (Şekil 35.5). Böyle bir yol tamamen otomatik bir davranış doğurur -örneğin dokunacın geri çekilmesi- çünkü bilgiyi işleme aşaması yoktur. Böyle otomatik davranışa ***refleks*** adını veriyoruz. Burada sadece bir bilgi girişi vardır ve bilginin akacağı başka seçenekli yol yoktur. Verilen cevap efektör hücreler arasında bir koordinasyon içermez ve bu tip çeşitli devreler





35.5 Basit sinir yolları
(A) En basit yolda- örneğin sölenterlerde dokunacın geri çekilmesini sağlayan- sadece iki hücre gereklidir Tek bir nöron hem duyu reseptörü hem de bilgiyi iletme işini yapar. Diğer hücre de efektördür ve bir bilgi işleme aşaması gerekmez. Böyle yollara refleks yolları denir. (B-C) Biraz daha karmaşık yollar özelleşmiş bir duyu reseptör hücresi (bazen bu bir nöron dur) ve ayrı bir iletici hücre içerir; fakat yine bir bilgi işlemesi yoktur. Burada gösterilen iletici hücreler tipik bir nöron anatomisi gösterirler: Çekirdek içeren büyük bir hücre gövdesi ve iki ince uzantı- bilgiyi toplamak üzere dendrit (genellikle dallanmış) ve bunu diğer hücrelere taşımak üzere akson.



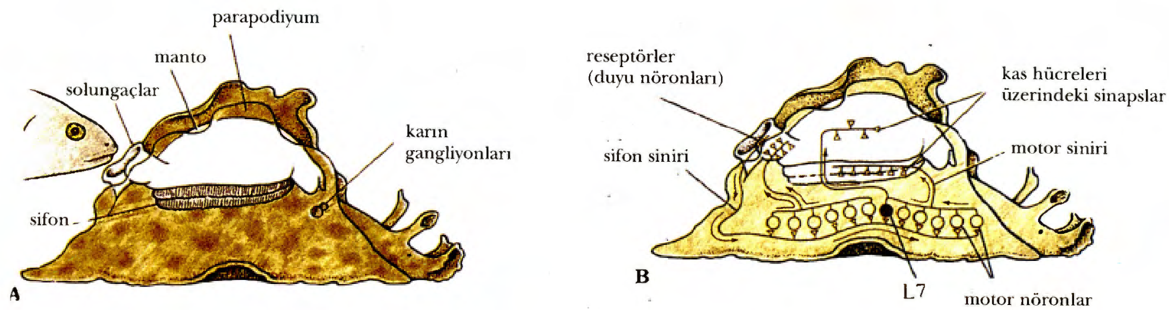


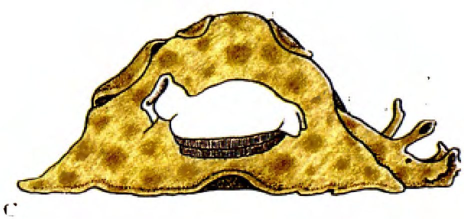
35.6 Deniz sümüklüböceği, *Aplysia*
(A) *Aplysia*, temelde büyük, kabuksuz bir su salyangozudur. Başta gözler ve kemosensorik dokunaçlar bulunur. Bir kabuk kalıntısı olan mantonun altında, sudan oksijeni ayrıştıran narin yapılı solungaçlar ve suyu solungaçlardan geçiren sifon yer almıştır. Manto boşluğu, aynı zamanda mor bez adı verilen ve hayvan rahatsız edildiğinde gizleyici bir mürekkep salgılayan bir yapıyı barındırır. Ayak, hareket organıdır. Bilateral simetrik sinir sistemi (kırmızı), gangliyon çiftleri halinde organize olmuştur. (B) Gangliyonlarda nöronların hücre gövdeleri yer alır. Üzerinden bilgi iletilen uzun aksonlar, sinir adı verilen kablolar halinde organize olmuşlardır. Burada gösterilen karın (abdominal) gangliyonları yaklaşık 2000 nöron içerir ve bunlar dolaşımı, solunumu ve üremeyi kontrol ederler. L7 olarak bilinen hücre, savunma davranışı, solunum ve dolaşımda rol oynar.

arasında bir etkileşim olmadığı için merkezi bir sinirsel kontrol olasılığı da yoktur.

Yine de bu kadar basit görünen bir devrede bir çeşit esneklik vardır. Ardarda uyarılma sonucunda duyu nöronu daha az duyarlı hale gelebilir. Buna yol açan olaya ***duyu adaptasyonu*** denir. Örneğin sölenterlerde adaptasyon, dokunaçların su akımlarınca yaratılan değişmez bir seviyedeki uyarımlara adapte olmalarını sağlar ve böylece savunma refleksi sadece bunun dışındaki bir uyarım sonucu başlatılır. Duyu adaptasyonu, bakterilerde bile görülen çok yaygın bir olaydır.

Aplysia*'da görülen solungaç– geriçekme yolu** Birçok sinir yolu, hatta sölenterledeki bile, en az üç farklı hücre içerir: bir duyu reseptör hücresi ya da nöron, bir iletici nöron ve bir efektör hücre (Şekil 35.5B–C). (Duyu reseptörleri uygun uyarıma bir elektriksel değişiklikle cevap verirler. Oluşan sinyal bir akson boyunca bir başka hücreye iletilirse bu reseptöre ***duyu nöronu denir. Akson yoksa ve bilgi reseptör hücre gövdesinden bir başka nöronun dendritlerine doğrudan aktarılıyorsa reseptöre duyu hücresi denir.). Ayrı reseptörler, ileticiler ve efektörler içeren sinirsel organizasyon, özellikle, bir deniz



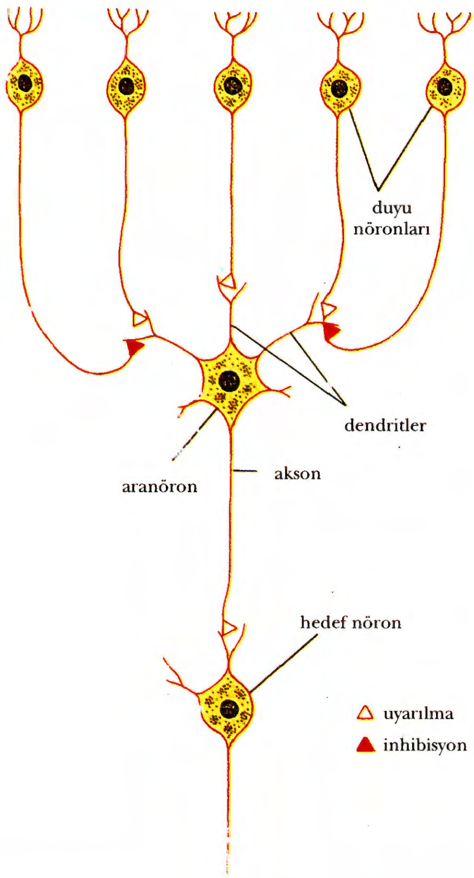


35.7 Solungaç geri çekme davranışı
Normal olarak Aplysia, suyu solungaçlarından pompalıyarak oksijen sağlar(A). Sifona bir temas olduğunda ise dokunmaya duyarlı reseptörler sifon siniri yoluyla karın gangliyonlarına sinyal gönderirler. Burada bu duyu bilgisini alan bir grup motor nöron uyarılır ve mantodaki, solungaçtaki ve sifondaki kaslara sinyal gönderir (B). Sonuçta, rahatsız edilen *Aplysia,* bu duyarlı yapıları geri çeker (C). Şekilde daha iyi görülebilsinler diye aslında tamamı abdominal gangliyonlarda yer alan motor nöronlar, duyu ve motor sinirleri yeniden düzenlenmişler ve büyük çizilmişlerdir.

yumuşakcası olan ve genellikle deniz salyangozu denilen *Aplysia*'da iyi anlaşılmıştır (Şekil 35.6). Columbia Üniversitesinden Eric Kandel ve arkadaşları, sinir sistemine kolay ulaşabildikleri için seçtikleri bu büyük, kabuksuz salyangoz üzerinde yaptıkları çalaşmalarla, son yıllarda sinirsel organizasyonu anlamamıza büyük katkıda bulunmuşlardır. *Aplysia*'nın nöronlarının gövdeleri çok büyük olup bunlar ***gangliyon*** adı verilen gruplar halinde bulunurlar. Burada bunlar ayrı ayrı gözlenebilir ve elektriksel ativiteleri gösterilebilir. Diğer birçok hayvanda olduğu gibi, nöronların üzerinde bilgi ilettikleri aksonlar, birbirinden ayrı, kablo benzeri ***sinirler*** halinde gruplanmışlardır (Şekil 35. 6B).

Aplysia'nın solungaç– geri çekme devresi, sifon içinde bulunan dokunmaya duyarlı bir grup duyu nöronu ile başlar. Bunlar kas hücrelerini kontrol eden bir dizi motor nörona bilgi gönderirler (Şekil 35 7A–B). Temas edildiğinde hayvan hızla sifonunu ve solungacını geri çeker (Şekil 35.7C). Bu kritik davranışı oluşturan sinir yolu kendi içinde bir kontrol potansiyeli taşır: her motor nöron bütün duyu nöronlarından gelen uyarıları otomatik olarak değerlendirir ve böylece kum taneleri ya da yapraklarla temas eden bir ya da iki hücrenin aktivitesiyle sinyal iletmek üzere uyarılmazlar. İlk bakışta, solungaç– geri çekme refleks davranışını yaratmak için sadece bir motor nöronunun yeterli olabileceği düşünülebilir. Fakat her motor nöron, açıktaki solungaçın farklı bir kısmındaki dolaşımın sürdürülebilmesi için, solungacın (ve sifonun) çeşitli kısımlarındaki kaslar dikkatli bir zamanlamayla eşgüdümlenmiş hareketler yapmalıdırlar. Çeşitli kasların farklı düzenlerde hareketler yapıp farklı davranışlar oluşturmak üzere koordine edilmeleri gerektiği için, birbirinden bağımsız çeşitli motor nöronların varlığı gereklidir.

Aranöronlar (İnternöronlar) Bir yola daha fazla sayıda hücre eklendikçe, bilginin daha fazla işlenmesi mümkün olur. Bu hayati bilgi işleme rolü için özelleşmiş hücreler, –sinir sisteminin aracı adamları – ***internöronlar (aranöronlar)*** olarak bilinir. Bir internöron çok sayıda (genellikle binlerce) hücreden aldığı sinyali işler ve sonuçta oluşan bilgiyi hedef hücrelerine iletir (Şekil 35.8). İleride göreceğimiz gibi, aranöron *Aplysia*'nın solungaç– geri çekme devrelerinde bile bulunur. Bir aranöronun bazı hücrelerden topladığı sinyaller uyarılmayı

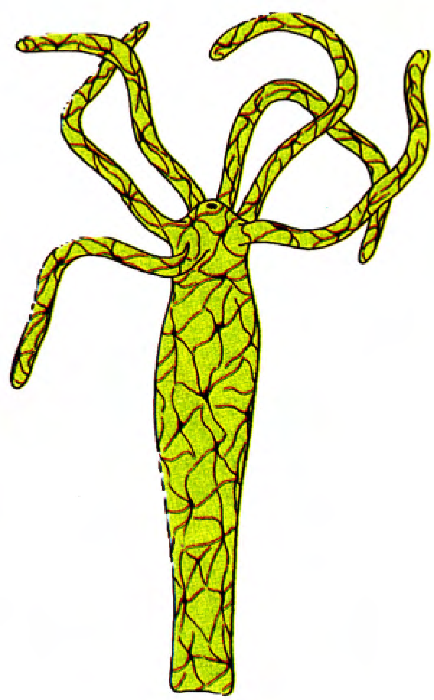


35.8 Bir aranöron
Aranöronlar birçok hücreden bilgi toplayıp bunu bir sinyale dönüştürürler. Bu örnekte, beş duyu nöronu bir aranöronla iletişim kurmuşlardır. Bunlardan üçü aranöronu uyarmakta, ikisi ise inhibe etmektedir. Gelen çeşitli sinyallerin nisbi gücü, uyarılma ya da inhibisyondan hangisinin üstün geleceğini belirler.

inhibe edebilir. Gerçekten de, diğer hücrelerden gelen uyarıcı bilgiye karşı koyma yeteneği olan bu inhibisyon bilginin işlenmesi için gereklidir. Sinir sistemi de genellikle endokrin sistemin antagonist stratejisini andıran bir yolla çalışır ve birbirinin zıddı sinyaller göndererek, bunların oranları arasındaki fark hücre cevabının özelliğini ve şiddetini belirler. Böyle zıt sinyallerin işlenmesinde aranöronların çok önemli bir yeri vardır ve hayvan beyni, karmaşık ve yüksek düzeyde özelleşmiş ağlar halinde düzenlenmiş hemen hemen tamamıyle aranöronlarından oluşur.

SİNİR AĞLARI VE RADYAL SİSTEMLER

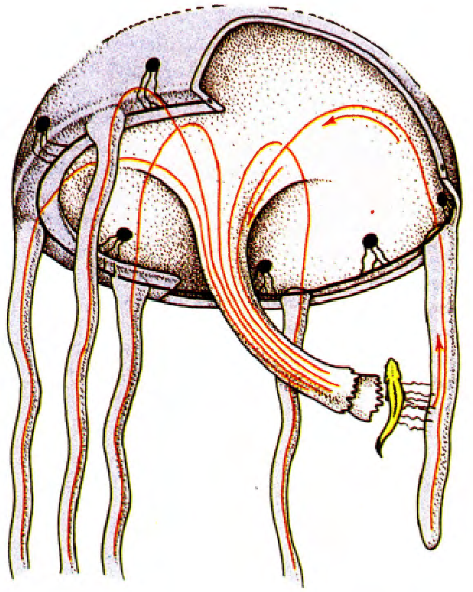
Tartışmakta olduğumuz basit sinir yolları, birçok hayvanda, bir araya gelerek organize sinir sistemlerini oluştururlar. Hidra gibi sölenterlerde bile sinir sistemi, ayrı reseptör, iletici hücre ve efektör hücrelerden meydana gelmiştir (Şekil 35.5B). Bununla birlikte iletici hücreler, belirgin yollar oluşturmaktan çok, tüm vücuda yayılmış bir sinir ağı yaparlar (Şekil 35.9). Merkezi bir kontrol yoktur. İmpulslar, uyarımın başlangıç noktasından komşu bölgelere doğru yavaş bir yayılma gösterir. Birçok sinir telinde iletim her iki yöne de olurken az sayıdaki telde sadece bir yöne doğru meydana gelir. Bu çeşit bir organizasyon, tek çıkış yolu olan dokunaçlarını ya da gövdesinin temas edilen kısmını hareket ettirmek olan böyle sesil bir hayvan için çok uygundur. Sinir ağı reaksiyonları, genellikle lokal hareketlerde ve ba-



35.9 Hidranın sinir ağı sistemi
Sinir ağına sahip organizmalardaki iletici hücreler özelleşmiş yollar biçiminde organize olmazlar. Sonuçta, merkezi bir kontrol olmaz, bunun yerine sadece uyarıma karşı lokal cevaplar mümkündür.

zı hayvanlarda iğneleyici kapsüllerin (nematosistler) patlatılarak potansiyel ava batırılmasında işlev görür. Karmaşık reaksiyonların koordine edildiği bir merkezden yoksun olan böyle bir sistem, ancak sınırlı sayıda davranış biçimi üretebilir.

Diğer sölenterler bir dereceye kadar merkezileşme gösterirler. Örneğin denizanasında, şemsiye şeklindeki gövdenin "kenar" kısmında bir sinir halkası vardır (Şekil 35.10). Diğer nöronlar bu halkaya bağlanırlar ve böylece hayvanın bir tarafından diğerine iletim, rastgele yerleşmiş yollar içeren basit bir sinir ağına görülebilecek olandan daha hızlı ve daha organizedir. Bu merkezileşme, denizanasının gövdesinin ritmik, koordineli kasılmalarıyla ortaya çıkan yüzme hareketlerinde kendisini gösterir.



35.10 Denizanasının sinir sistemi
Denizanası radyal simetriye sahip hayvanlar arasında bir dereceye kadar merkezileşme gösterir. Burada nöronlar ilkel bir halka sistemi halinde organize olmuşlardır ve bu, gövdenin yüzme kaslarının kasılmalarını senkronize eder. Buna ek olarak, periferdeki dokunaçlardan herbirindeki duyu nöronları, merkezi saptaki kaslara aksonlar gönderirler. bir nematosistin uyarılması bu hücrelerden bazılarını uyarınca, oluşan sinyaller, hayvanın ağzının (sapın tabanında yer alır), muhtemel bir besini kapmak üzere dokunacın etkilenen kısmına doğru yönelmesini sağlar.

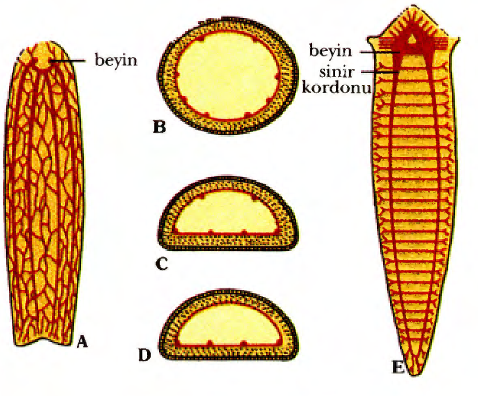
BİLATERAL SİNİR SİSTEMLERİ

Bilateral simetrik hayvanlardaki sinir sistemi yassısolucanlardan itibaren görülür. Bilateral sinir sistemlerinin gelişmesindeki ilerleme aşağıdaki evrimsel basamaklarla özetlenebilir.

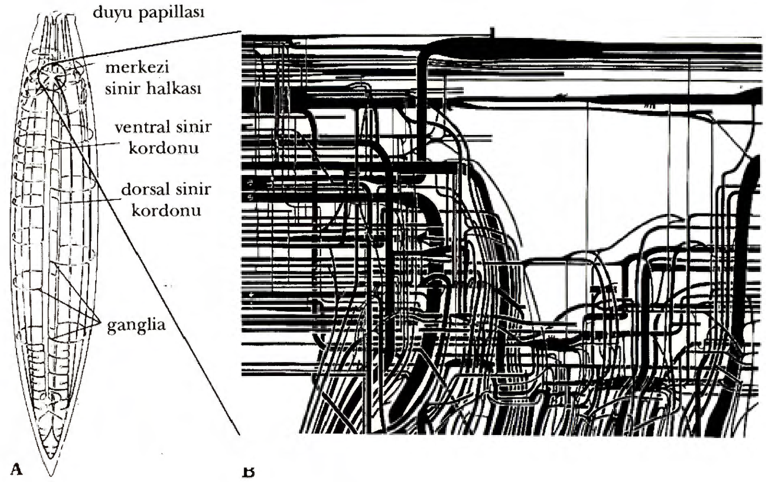
1. Uzunlamasına ana sinir kordonlarının oluşmasıyla, sinir sisteminde giderek artan bir merkezileşme meydana gelmesi. Bu sinir kordonları (merkezi sinir sistemi, MSS), reseptörlerle efektörler arasındaki yolların çoğunluğunun geçtiği, içinde ya da yakınında birçok nöronun hücre gövdesinin yer aldığı, bölgelerdir.
2. Sinir yollarındaki iletimin sadece bir yönle sınırlandırılması. Böylece MSS'ye doğru giden duyu telleriyle (*affernet teller*) MSS'den çıkan motor telleri (*eferent teller*) arasında doğal bir ayrım oluşmuştur.
3. Daha fazla sayıda aranöronun katılmasıyla, MSS'deki sinir yollarının karmaşıklığındaki artış. Bu gelişme, tepkideki esnekliğinin artışını sağlamıştır.
4. Farklı işlevleri olan hücrelerin, sinir sistemi içinde giderek daha fazla ayrılması. Böylece, ayrı işlevsel alanlar ve yapılar belirginleşmiştir.
5. Uzunlamasına kordonların ön uç kısımlarının giderek yukarı doğru gelişmesi sonucu ***beyinin*** oluşması ve bunun giderek daha fazla gelişerek sefalizasyonun (baş oluşumu) ortaya çıkması.
6. Duyu organlarının sayısının ve karmaşıklığının artması.

Bu basamaklar, birçok ilkel yassısolucanda (atasal formlar oldukları düşünülenler) belirgin değildir. Bu yassısolucanlar sadece, hidradakine benzer bir sinir ağına sahiptirler. Biraz daha gelişmiş bazı yassısolucanlarda sinir ağındaki nöronların gruplaşmasıyla oluşan ve önden arkaya doğru uzunlamasına uzanan büyük sinir kordonları (şeritleri) görülür (Şekil 35. 11A). Bu kordonlar, sekiz tane olabilir ve ventral, dorsal ve lateral olarak yerleşmişlerdir (Şekil 35.11B). Daha fazla gelişmiş yassısolucanlarda bu uzunlamasına sayıda azalma görülür (Şekil 35.11C–E). En gelişmişlerinde bunlardan iki tane vardır ve bunlar ventral olarak yerleşmişlerdir.

Uzunlamasına kordonları en az gelişmiş olan yassısolucanlarda ön uçta çok az özel yapı belirtisi görülür (Şekil 35.11A); fakat buna karşın, buradaki küçük şişkinlikler, biraz hoşgörüyle "beyin" olarak kabul edilebilir. Spektrumun daha gelişmiş ucunda yassısolucanlar-



35.11 Yassısolucanlarda sinir sistemi



35.12 Bir nematodun sinir sistemi
(A) Her ne kadar yuvarlak solucan 300'den az nöron taşırsa da gelişmiş bir sinir sisteminin birçok organizsyon özelliğini gösterir. Duyu nöronlarının çoğu bir grup papillanın içinde, ön kısımda yerleşmiştir ve buradan adına merkezi sinir halkası denilen bir bilgi işleme alanına- bir çeşit beyin - bilgi gönderirler. Buradan nöronlar ventral sinir kordunu yoluyla kaslarla iletişim kurarlar. (B) Yuvarlaksolucan "beyninin" elektrik düğmesi benzeri anatomisinin bir kısmı, müthiş organizasyonunu göstermek için büyütülmüştür. Bu ara nöronlar üzerinde süregiden duyusal bilgilerin işlenmesi, hangi hareketlerin yapılacağını ve bilginin nereye yönlendireceğini belirler.

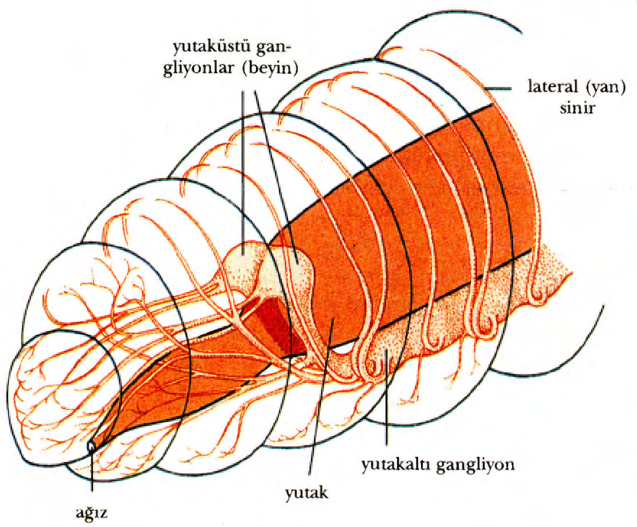
da çok daha iyi gelişmiş bir beyin vardır (Şekil 35.11E); fakat bu beynin, merkezi sinir sisteminin diğer kısımları üzerinde sadece sınırlı bir baskınlığı vardır.

Bir hayvanın beyninin hemen hemen her zaman gövdesinin ön ucunda yer almış olması tesadüf eseri değildir. Beynin bu doğal görünen yerleşiminin evrimsel ve işlevsel açıklaması hayvanın hareket yönüyle ilgili olmalıdır. Ön kısım, genellikle, bilateral bir hayvanın, hareket sırasında bir uyarıyla karşılaşan ilk kısmıdır. Dolayısıyla doğal seçilim, bu bölgede çok yüksek yoğunlukta duyu organının gelişmesi yönünde etki etmiştir; bu da uzunlamasına sinir kordonunun ön ucunun genişlemesine yol açmıştır.'

Beynin herhalde en ilkel şekli, duyu organlarından gelen uyarıları, bilgiyi uygun motor nöronlara taşıyan, sinir kordonları üzerinde toplamakla ilgiliydi. Çeşitli duyu uyarılarını karşılaştırmanın getirdiği seçici avantaj -yani gelen bilgiyi, kaslara iletmeden önce işlemek- duyu reseptörlerinin zaten yoğunlaşmış olduğu ön kısımda ara nöronların sayısında da bir artışa yol açmış olmalıdır. Böylece, nematot(Şekil 35.12) gibi bir organizmada görülebileceği gibi, beyin, ham duyu bilgilerini daha gerideki efektörlere ileten basit bir duyu hücreleri topluluğu olmaktan çok, bir analiz alanı haline gelmiştir. Analiz yapmada artan özgüllüğü ile beyin, aynı zamanda bir koordinasyon merkezi haline gelmiş ve MSS'nin diğer kısımları üzerindeki baskınlığı da artmıştır.

Başlangıcı yassısolucanlarda açıkça görülebilen evrimsel gelişme -bu hayvanların halen günümüzde yaşayanlarında bir sinir ağı sistemiyle bir merkezileşmiş sistemin ara kademeleri çalışılabilir- omurgalılarda (özellikle memelilerde) ve halkalısolucanlar, yumuşakçalar, kafadanbacaklılar ve eklembacaklılar gibi yüksek omurgasızlarda en

[1] Bazı dinazorlarda, anormal gövde büyüklüğü nedeniyle, beyinden kuyruğa sinir iletimi nispeten yavaş olduğundan, kuyruk yakınında, arka kısımlarda, hızlı tepki vermeye yardımcı olmak üzere, beyin benzeri yardımcı gangliyonlar vardır.





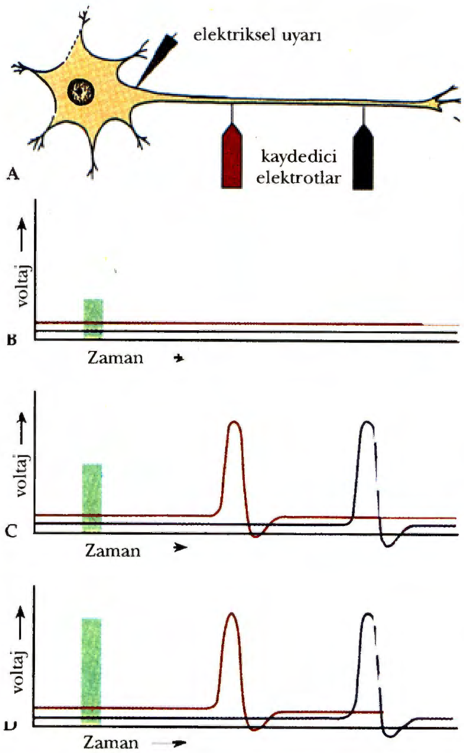
35.13 Topraksolucanın ve böceğin sinirsel organizasyonu
Sol: Yuvarlaksolucanlarda olduğu gibi, topraksolucanlarında da duyu reseptörlerinin çoğu başta yerleşmiştir ve beyine (yutaküstü gangliyon) işlenmek üzere bilgi taşırlar. Bilgi, buradan ventral kordon boyunca iletilip sonuçta kaslara ulaşır. Topraksolucanının beyni hangi hareketin yapılacağına ve nereye yönlendirileceğine karar veren bir aygıt gibi görev görürür. Topraksolucanının beyni, yuvarlaksolucanlarınkinden çok daha karmakşıktır. Sağ: canlı bir sinek larvasının Nomarski optikleriyle gözlenen çifte gangliyonu ve ventral kordon çifti.

üst gelişmişlik düzeyine çıkmıştır. Bu hayvanların hepsinde yüksek düzeyde bir merkezileşme vardır ve eski sinir ağı stratejisi, sadece az sayıda körelmeye yüztutmuş yapılarla temsil edilir. Bu yapılar vücudun, memelilerdeki bağırsak peristaltik kasılmalarına benzeyen yavaş hareketlerin, yavaş ve diffüz iletimle kontrol edildiği bölgelerinde bulunur.

Yüksek omurgasızlarda, merkezi sinir sistemi ventral olarak yerleşmiş bir çift uzunlamasına kordondur. Bunların içinde nöronların gövdeleri gangliyonları oluştururlar ve teller sinirler içinde toplanarak gangliyonlar arasındaki iletişim yollarını oluştururlar (Şekil 35.13). İlkel halkalısolucanlarda bile belirgin gangliyon kütleleri bulunur. Bunlar her gövde segmentinde bir çift olarak yer alır ve segmentler arasında uzanan sinirler aracılığıyla birbirlerine bağlanmışlardır. Hemen bütün hücre gövdeleri bu gangliyonlarda yerleşmişlerdir. Beyin ise, hayvanın başında yer alan bir başka gangliyondur. Omurgasızların beyni normalde en öndeki dört gangliyonun birleşmesiyle meydana geldiğinden, segmentlerdeki gangliyonlardan daha büyüktür ve karışık hücreleri içinde duyu nöronları motornöronlara göre daha fazla yer tutarlar. Diğer gangliyonlar üzerindeki baskınlığı dikkat çekici olmakla birlikte, omurgalı beynindekine göre bu baskınlık sınırlıdır.

Daha gelişmiş eklembacaklılar, özellikle bazı böcekler, ön uçta daha fazla yoğun bir koordinasyon gösterirler. Bunun da ötesinde, diğer segmental gangliyonların çoğu birleşmişlerdir ve bunun sonucunda, segmentler arasına daha iyi bir kontrol bütünlüğü oluşmuştur. Buna karşın beyin, oransal olarak küçük kalmış ve göğüs gangliyonları (birçok organizmada bazı karın gangliyonlarıyla birleşmiştir) birçok hayati koordinasyon işlevi görürler.

Böceklerde göğüs gangliyonlarının varlığı, büyük bir olasılıkla bunların en az iki önemli gövde düzenlemesiyle ilgilidir, bacaklar ve kanatlar toraksa (göğüse) tutunmuştur ve bu yüzden, toraksta koordine edici motor merkezlerin yoğunlaşması avantaj sağlayıcıdır. İkincisi ise, duyu organlarının çoğu, baştan çok bacaklarda ve torakta



35.14 Bir uyarımın başlaması ve iletilmesi
(A) Bir nöronun hücre gövdesine istenilen şiddette akım vereceğimiz bir elektrot yerleştirip aksonu da kayıt elektrotları ile moniterize edersek bir uyarının başlamasını ve iletilmesini çalışabiliriz. B-D'de uyarımın büyüklüğü solda yeşille gösterilmiştir. (B) Eğer uyarı, hücrenin bir uyarım oluşturma eşiğinden düşükse, kayıt elektrotlarının hiçbiri bir değişiklik kaydetmez. (C) Eğer uyarı uygunsa önce elektrot 1'de (kırmızı) ve sonra da akson boyunca ilerleyince elektrot 2'de (mavi) pik şeklinde bir impuls (uyarım) kaydedilir. Pikin her iki yerde de aynı yükseklikte olduğuna dikkat ediniz. (D) Daha büyük bir uyarı uygulansa bile, iletim hızı ve impulsun şiddeti etkilenmez: İmpuls bir ya hep ya hiç cevabı oluşturmaktadır.

yerleşmiş olmasıdır. (örneğin sineklerin tat reseptörleri bacaklarının üzerindedir- neyin üzerinde yürüdüklerini daha iyi bilsinler diye ve birçok böcekte işitme organları toraks ya da bacaklarda bulunur). Çeşitli gangliyonların otonom olarak işlev görmesine birçok böcekte hala rastlanır. Örneğin, yürümeyi, uçmayı, kur yapmayı, çiftleşmeyi ve sokmayı kontrol eden davranış programları için gerekli sinirsel "bilgiler" torasik ve abdominal gangliyonlarda depolanır ve beynin görevi, davranışı yönlendirmek, başlatmak ya da sonlandırmaktır. Başı olmayan sinekler ve hamamböcekleri bile öğrenebilirler.

OMURGALILARDA SİNİR SİSTEMLERİ

Omurgalıların merkezi sinir sistemi (omurilik ve beyin), birçok önemli açıdan halkalısolucanlarınkinden ve eklembacaklılarınkinden farklılık gösterir:

1. Omurgalı omuriliği bir tanedir; dorsal olarak yerleşmiştir; embriyoda, ortasında merkezi bir kanal olan bir tüp olarak gelişir ve bu tüp, varlığını bir kalıntı şeklinde erginde de korur (bakınız şekil 35.32). Öte yandan, halkalısolucan ve eklembacaklıların kordonları çifttir (yan yana uzanan ve bazen kısmen kaynaşmış iki kordon) ventral olarak yerleşmişlerdir ve her zaman kesiksiz olarak uzanırlar.
2. Omurgalı omuriliği, bir dizi gangliyon ve bunları bağlayan yollar şeklinde belirgin bir organizasyon göstermez.
3. Her ne kadar omurgalılardaki birçok koordinasyon işevi halen daha omurilikte başarılıyorsa da, beyin olağanüstü gelişme göstermiş ve sinir sisteminin tümü üzerindeki baskınlığı, herhangi bir halkalısolucan ve eklembacaklı beyininden çok daha fazladır. Karmaşık davranış biçimlerini kontrol eden sinir yollarının tamamı beyinde yer almıştır. Kısaca omurgalı beyni, hemen hemen tüm gövde işlevlerinin tek kontrol merkezidir. Omurgalılardaki sinir yollarını daha sonra bu bölümde ve bir sonraki bölümde daha ayrıntılı olarak tartışacağız.

NÖRONLAR NASIL ÇALIŞIR

NÖRONLARDA İLETİM

Sinir uyarımının genel özellikleri Nöronlar çok çeşitli uyarılara karşı cevap verirler. Örneğin, hafif bir elektrik şokuna, bir çimdikleme ya da pH'da ani bir değişikliğe karşı. Çeşitli tipte duyu nöronları ve duyu hücreleri, ışığa, kokulara, harekete vb. cevap vermek üzere özelleşmişlerdir. Araştırmalarda hafif elektriksel uyarı en sık kullanılan uyarı tipidir; çünkü bunun şiddeti ve süresi tamamen kontrol edilebilir ve sinire ya hiç zarar vermez ya da çok az zarar verir. Aşağıdaki deneyi izleyin.

İzole bir nöronla çalıştığımız varsayalım. Aksonun yüzeyinde birkaç santimetre aralıkla, iki elektrot yerleştirelim (Şekil 35.14A). Bu elektrotlar bir kayıt aletine bağlıdır ve böylece bunların aksona değdikleri noktalardaki her elektriksel değişikliği kaydedebiliriz; şimdi hücre gövsdesine son derece hafif bir elektriksel uyarı uygulayalım. Hiçbir şey olmaz; kayıt aletimiz hiçbir değişiklik göstermez (Şekil 35 14B). Uyarının şiddetini artırıp tekrar deneyelim. Bu defa, aletimiz

bize, ilk elektrodun değdiği noktada bir elektriksel değişiklik olduğunu ve bir saniyenin kesirleri kadar bir süre sonra da benzer bir elektriksel değişikliğin ikinci elektrotta meydana geldiğini söyler (Şekil 35. 14 C). Aksonu uyarmayı başardık ve bir elektriksel aktivite dalgası, akson boyunca, uyarılma bölgesinden hareket edip, 30–90m/sn.lik bir hızla önce bir elektrottan sonra diğerinden geçti. Bundan sonra daha şiddetli bir uyarı uyguladık ve yeniden akson boyunca ilerleyen elektriksel değişiklik dalgasını kaydettik (Şekil 35.14D); fakat bu elektriksel aktivitenin şiddeti ve hızı daha önce daha hafif uyarım sonucu elde ettiklerimizle aynı oldu.

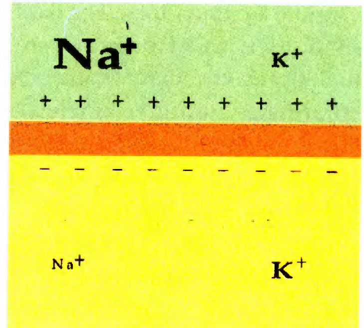
Bu deneyden çeşitli önemli sonuçlar çıkartabiliriz: (1) Bir sinir impulsu, akson boyunca hareket eden bir elektriksel aktivite dalgası olarak kaydedilebilir. (2) Bir uyarının aksonu uyarabilmesi çin, hücrenin ***eşik değerinin*** üzerinde bir şiddete sahip olması gerekir. Ayrıca, uyarıcı olması için uygulanması gereken minimum bir süre de vardır. (3) Uyarının şiddetini eşik değerin üzerine çıkarmak oluşan impulsun şiddetini ve hızını değiştirmez. Akson ya tüm gücüyle cevap vermekte ya da hiç cevap vermemektedir. Bu tip bir tepki genellikle ***ya hep ya hiç*** cevabı olarak anılır.

Akla hemen önemli bir soru gelmektedir. Eğer bir akson, impulsun şiddeti ve hızı bakımından ya hep ya hiç özelliği gösteriyorsa o zaman hayvanlar bir uyarının şiddetini nasıl ayırdediyorlar? Bu bilginin genelde kodlandığı iki yol vardır: Birincisi, uyarının şiddeti arttıkça birim zamanda üretilen impuls sayısı da yani impuls üretimin frekansı yükselir. İkincisi, komşu hücreler farklı eşik değerlere sahip olabilirler. Böylece, uyarının şiddeti arttıkça giderek daha fazla hücrenin eşik değeri aşılacak ve daha fazla nöron uyarılacaktır. Beyin, daha şiddetli bir uyarıyı ayırdetmede hem farklı nöronların uyarılma hızındaki artışı hem de uyarılan nöron saysındaki artışı yorumlayabilir.

İmpulsun özelliği Bundan yüzyılı aşkın bir süre önce sinir impulsunun elektriksel değişiklikler içerdiği keşfedilince, bilimadamları impulsun, tıpkı tellerden akan diğer akımlar gibi, bir nöron boyunca iletilen basit bir elektrik akımı olduğunu düşündüler. Daha sonra açığa çıktı ki, bir sinir impulsunun hızı, bir teldeki elektriğinkinden çok daha yavaştı. Bunun da ötesinde aksonun sitoplazmik özünün, basit elektrik akımlarına karşı direnci o kadar büyüktü ve akson zarı yeteri kadar iyonun dışarı kaçmasına izin veriyordu ki, pasif sinir impulsunun sadece birkaç milimetre yol aldıktan sonra sona ermesi beklenirdi. Buna karşın, eğer bir nöronun aksonu boyunca çeşitli noktalarda sinir impulsunu ölçersek aynı kaldığını, yani gücünün yol boyunca azalmadığını buluruz. Diğer yandan, bir aksonu ezmek ya da zehirlemek, elektriksel iletim özelliğini değiştirmese bile impuls iletim yeteneğini yok edebilir. Kısaca, impuls iletimi canlı hücredeki aktiviteye bağımlıdır. Bu yüzden impuls, basit bir elektrik akımı olmaktan çok, nöron boyunca yayılan bir elektrokimyasal değişikliktir.

Sinir aktivitesinin modern teorisinin temel sınırları, 1902'de Almanya'daki Halle Üniversitesinden Julius Bernstein tarafından önerildi. Kendisi, bir sinir hücresinin içindeki ve onu çevreleyen sıvılardaki bazı iyonların derişiminin çok farklı olduğunu biliyordu. Sodyumun (Na^+) derişimi hücre içinde çok düşükken, potasyumun (K^+)

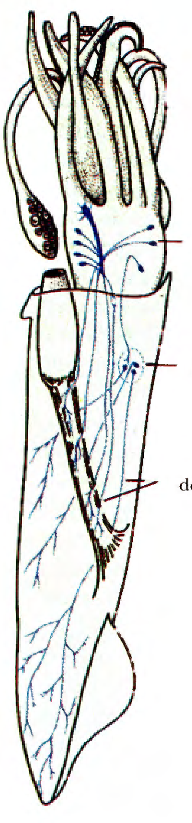
35.15 Sinir hücresi zarının polarizasyonu
Sodyum (Na+) iyonlarının hücrenin dışındaki doku sıvısındaki derişimi çok yüksektir. Potasyum (K^+) iyonlarının içerdeki derişimi daha yüksektir. Dışardaki Na^+ fazlalığı, içerideki K^+ fazlalığından büyük olduğundan hücrenin pozitif yüklü iyon eksikliği vardır. Bunun sonucunda, hücrenin içi, dışına göre daha negatiftir (yaklaşık -70 milivolt). (Doku sıvısındaki pozitif yük, hücre içindeki negatif iyonlar üzerine bir elekrostatik güç uygulayarak bunların çoğunu hücre zarına doğru çeker. Bu durum, burada dizili eksiler olarak gösterilmiştir.)



derişimi çok yüksekti. (Bölüm 31'de gördüğümüz gibi, bu iyonik farklılık, daha düşük düzeyde olmak üzere hemen bütün hücrelerde vardır. Beinstein, aynı zamanda, negatif iyonlar için de -artık bunların hücre içindeki proteinler ve hücredışı sıvıdaki klor iyonları olduğu biliniyor- aynı derecede önemli bir rol önerdi. Sonradan sinir hücresi zarının bu maddeler için neredeyse hiç geçirgen olmadığı ve Na^+ ve K^+ hareketinin sinir impulsu üretmede baskın rol aldıkları anlaşıldı.[2]) Bernstein, iyonların eşit olmayan dağılımının zarın iki yüzeyi arasında elektrostatik bir gradiyentle sonuçlandığını farketti. Bunun sonucunda hücrenin iç tarafı dışarıya göre –70 mv'lık bir yüke sahip olur (Şekil 35.14). Her ne kadar o günlerde zarın işlevi tam olarak anlaşılmaktan uzaktaysa da, Bernstein, nöron zarının farklı iyonlara karşı geçirgenliğinin farklı olduğunu ve iyonların birbirinden ayrılmasının ve sonuçta oluşan elektrostatik gradiyentin nedeninin zarın bu büyük seçiciliği olduğunu önerdi. Bernstein, ayrıca bir impulsun geçişi sırasında zarın seçiciliğinin geçici olarak bozulduğunu da ileri sürdü. Dolayısıyla iyonlar serbestçe hareket edebilmekte ve zarın iki yüzeyi arasındaki elektrostatik gradiyent sıfıra düşmekteydi. Diğer bir ifadeyle, zar geçici olarak yükleri ayırma özelliğini kaybetmekteydi. Buna ek olarak, bu depolarizasyon, bazı yollarla komşu bölgelerin depolarizasyonunu da tetiklemekteydi. Bernstein'e göre sinir impulsu zar boyunca hareket eden bir depolarizasyon dalgasıydı.

Bernstein'in hipotezi büyük ölçüde kabul gördüyse de, uzun yıllar boyunca ne bu hipotezi destekleyen ne de bunun aleyhine hiç deneysel veri elde edilmedi. Sinir telleri, impuls iletimi sırasında içlerinde meydana gelen değişiklikleri tam olarak ölçebilmek için çok küçüktü. 1933 de Oxford'tan J.Z Young, mürekkepbalığının çapı 1 milimetreye kadar varan çeşitli dev sinir telleri olduğunu keşfetti. Bu teller hayvanın kaçma tepkisine aracılık ederler. Bunlar, mürekkepbalığının gövde duvarı boyunca uzanıp (Şekil 35.16) hayvanın kendisini büyük bir hızla geriye doğru itmesini sağlayan kasları sinirlendirirler. Kaslar bu işi, suyu, başa yakın bir huni aracılığıyla manto boşluğundan şiddetle dışarı atarak başarırlar.

Mürekkepbalığının sinir tellerinin bu kadar kalın olması, sinir impulsunun çok hızlı iletilmesini sağlar. Genel olarak, sinir telinin

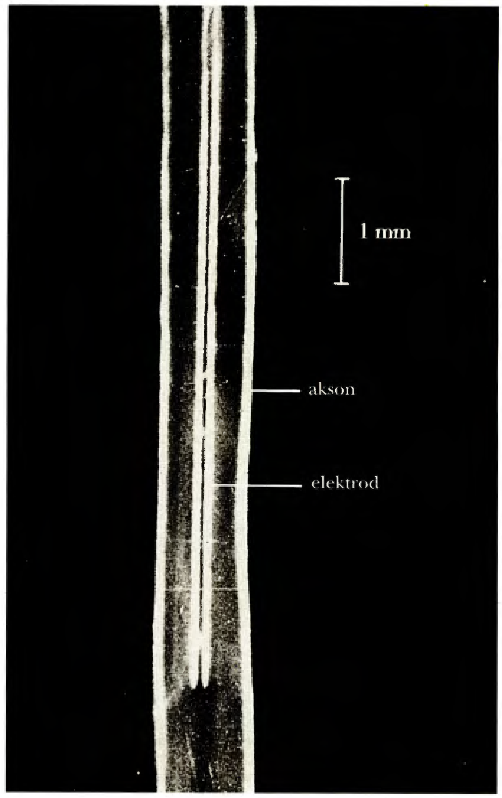


35.16 Mürekkepbalığının dev sinir telleri

[2] Bu, klorun ve diğer iyonların hücre için önemli olmadığı anlamına gelmez. Örneğin Cl^- daha sonra göreceğimiz gibi, sinaptik iletimde önemli bir rol oynar. Bunun da ötesinde, hücrelerde Cl^-'un uygun derişimlerini koruyacak özel pompalar bulunur. Örneğin klor sistemindek bir aksaklık, sistik fibrozis adı verilen bir hastalığa yol açar. Burada fazla Cl^- hücre dışına çıkarken birlikte çektiği sıvı, akciğerlerde ve birçok bezde kalın bir mukus oluşturur ve bu da sistlerin oluşmasına yol açar.

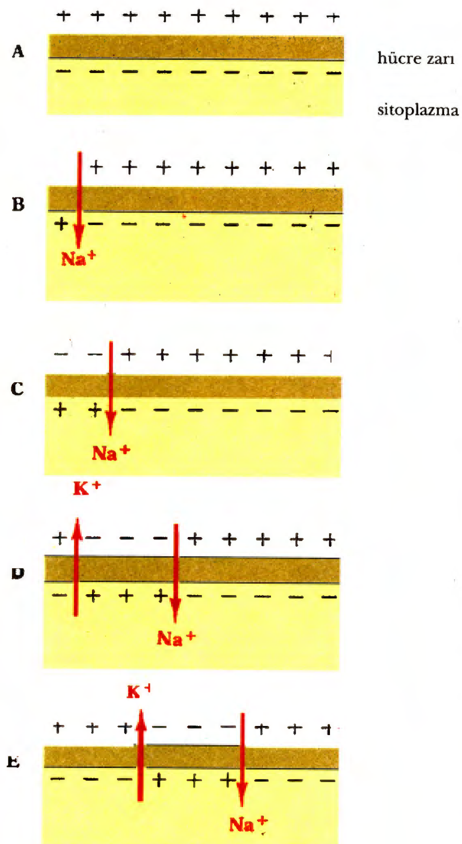
çapı ne kadar büyükse iletim hızı da o kadar yüksektir. Mürekkepbalığındakiler kadar olmasa bile, normalden kalın tellere, diğer birçok omurgasızda, çok hızlı iletimin önemli olduğu sinir devrelerinde rastlanır. Mürekkepbalığındaki teller özellikle çok kalındır. Çünkü mesajların katetmek zorunda olduğu uzaklık, omurgasızlarının çoğundakinden oldukça uzundur. (Daha önce değindiğimiz gibi, omurgalılarda iletim hızını arttırmada alternatif bir adaptasyon olarak miyelinli teller evrimleşmiştir.) Mürekkepbalığının dev sinir tellerinin keşfi, en sonunda biyologların iletim sırasında meydana gelen olaylaları ayrıntılı olarak çalışmalarına olanak sağlamış ve nörofizyolojide yeni bir devir açmıştır.

1939'da Woods Hole, Massachussetts'den H.J. Curtis ve K.S Cole ile Plymouth, İngiltere'den A.L. Hodgkin ve A.F. Huxley, mürekkepbalığının dev sinir teline çok ince bir elektrodu, yerleştirmek üzere bir teknik geliştirdiler. Tuz çözeltisi ya da metalle dolu bir cam borudan oluşan bu mikroelektrot telin bir ucundan sokulup 1–3 cm ilerletildi (Şekil 35.17). Elektrot bu şekilde yerleştirilmişken, bir sinir impulsunun geçişi sırasında zarın iki yüzeyi arasındaki elektrostatik gradiyentin değiştiğini, Bernstein'in tahmin ettiği gibi, göstermek mümkün oldu. Fakat doğru olmayan bir şey vardı: gradiyent çok fazla değişmişti. Bir an için telin iç kısmı gerçekten dışarıya göre pozitif oldu. Daha sonra ise zar depolarize olmayıp bir an için polarizasyonunu tersine döndürdü. Uyarı, Bernstein'in daha önce düşünmüş olduğu gibi, sadece zarın seçiciliğini ortadan kaldırmakla kalmadı; zira eğer buna yapsaydı zar potansiyeli kolayca sıfıra ulaşırdı. Bunun yerine, bu seçiciliği radikal bir biçimde değiştirdi. Hodgkin ve Bernard Katz, 1947'de zarın önce dışarı çıkmalarına izin verdiği iyonlardan çok daha fazla Na^+ iyonunun hücreye girmesine izin vermesi gerektiğini önerdiler. Şimdi artık klasik olan uzun deney serilerinde Hodgkin ve Huxley, mürekkepbalığında impuls iletimi sırasında meydana gelen iyonik iletim değişikliklerinin ayrıntılı kantitatif tanımları üzerinde çalıştılar. Onların bulguları tüm sinir hücreleri için geçerli bulundu.



35.17 Bir mürekkepbalığının dev aksonu ve içindeki cam tüp mikroelektrotun fotoğrafı

Hodgkin–Huxley modeline göre, dinleme durumundaki nöronun zarı polarizedir ve içi dışarıya göre negatiftir. Na^+ iyonlarının derişimi dışarıda çok daha fazla, K^+ iyonunu derişimi ise içerde daha fazladır. Uyarım- bu durumda zarı bir elektrotla yapay olarak depolarize etmek – zarın Na^+ iyonlarına olan geçirgenliğinde büyük; fakat kısa süreli bir artışa yol açar. Bu iyonlar da, hem yüksek derişimden düşük derişime doğru hareket etmelerini sağlayan doğal eğilimleri, hem de hücre içindeki net negatif yüklerin çekimi nedeniyle, zarı geçip hücre içine hücum ederler. Na^+'un içeri akışı o kadar çoktur ki bir an içerisi, gerçekten dışarıya göre pozitif olur. (Bu olur çünkü zardaki elektrostatik gradiyent sıfır hatta biraz pozitif olsa bile Na^+'un ozmotik derimişi içeriye göre daha yüksek kalmaya devam eder). Saniyenin kesiri kadar bir süre sonra, zarın Na^+ geçirgenliği normale dönerken, K^+'a geçirgenliği büyük oranda artar. Şimdi K^+ iyonları hücre dışına hücum ederler; çünkü bunların içteki derişimi dıştakinden büyüktür ve hücre içinde bir anda yükselen pozitif yük tarafından itilirler. Pozitif yüklü K^+ iyonlarının dışarı çıkışı, hücre içindeki yükü başlangıçtaki negatif değerine geri döndürür. Kısaca, zarın iç yüzeyi başlangıçta negatiftir, Na^+ iyonları içeri hücum edince pozitif

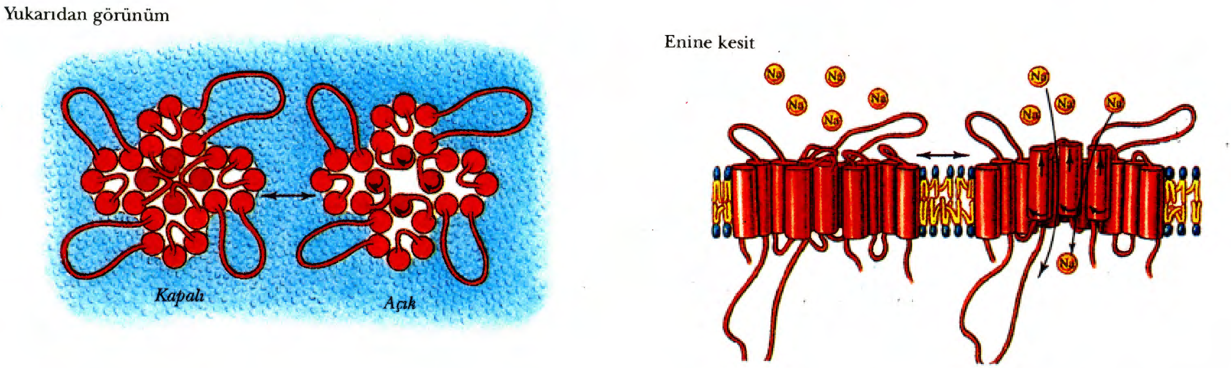


35.18 Bir sinir impulsunun iletilme modeli (A) Dinlenme durumundaki bir sinir telinin iç tarafı dışarıya göre negatiftir; çünkü pozitif iyonların derişimi dışarıda daha büyüktür. İçeride yüksek bir K^+ iyo nu derişimi vardır. Dışarıda ise daha da yüksek bir Na^+ iyonu derişimi bulunur. (B) Tel uyarılınca, uyarma noktasında daha önce Na^+ iyonlarına nispeten az geçirgen olan zarın bunlara geçirgenliği önemli ölçüde artar ve çok miktarda Na^+ iyonu hücre içine hücum eder (ok). Sonuç, o noktada polarizasyonun tersine dönmesidir ve böylece telin içi, dışarıya göre pozitif olur. (C) Bu sırada. ilk uyarılan noktada meydana gelen zar potansiyeli değişikliği, komşu noktalardaki potansiyeli de değiştirdiğinden, aynı geçirgenlik değişimleri döngüsü buralarda da başlar ve Na^+ iyonları bu noktalarda da içeri hücum ederler. (D) Kısa bir süre sonra ilk uyarı noktasındaki zarın K^+ iyonlarına geçirgenliği büyük ölçüde artar; çok sayıda K^+ hücre dışına çıkar ve hücre içi bir kere daha dışarıya göre negatif olur. (E) Her noktadaki değişiklik döngüsü komşu noktalardaki potansiyeli (ve dolayısıyla geçirgenliği) değiştirir ve buralarda aynı döngüleri başlatır; Na^+ iyonları hücre içine akın eder ve bir süre sonra K^+ iyonları dışarı çıkar. Bu değişiklik döngüsünün sinir teli boyunca ilerlemesine sinir impulsu adı verilir.

olur ve sonra K^+ iyonları dışarı akın edince yeniden negatif hale gelir. İmpuls nöron boyunca iletilir çünkü her noktada meydana gelen bu değişiklikler döngüsü zarda hemen yanındaki noktayı depolarize eder ve burada benzer geçirgenlik değişikliği döngüsünü başlatır (Şekil 35. 18) ve bu da yanındaki noktada yeni döngüyü başlatarak devrilen dominolar zinciri gibi, aksonda ilerlemesini sağlar.

Hodgkin– Huxley impuls iletim modeli sinir impulsunun neden, bir telde ilerleyen basit bir elektrik akımının aksine sinir teli boyunca ilerlediği sırada gücünde bir azalma meydana gelmediğini açıklar. İmpuls kendini yeniler, birbirini izleyen her noktadaki elektriksel değişiklik, ya da ***aksiyon potansiyeli*** yeni bir olaydır ve bunun büyüklüğü önceki noktalarda meydana gelen elektriksel olaylarla aynıdır. Bir pil ya da dinamo tarafından üretilen bir elektrik akımı, bir tel tarafından pasif olarak taşınır; fakat bir sinir impulsu, enerjisini üzerinde ilerlediği yoldan alır ve tel üzerinde birbirini izleyen her noktada bunu yeniler. (Miyelinli teller impulsu aynı kalınlıktaki miyelinsiz tellere göre daha hızlı iletirler; çünkü aksiyon potansiyelinin oluştuğu noktalar zarın birbirine komşu bölgeleri değil, birbirini izleyen düğümlerdir. Miyelin, iyonların giriş çıkışını önlemek yoluyla, bir düğümde meydana gelen zar potansiyelindeki değişikliğin bir sonraki düğüme sıçramasını sağlar.)

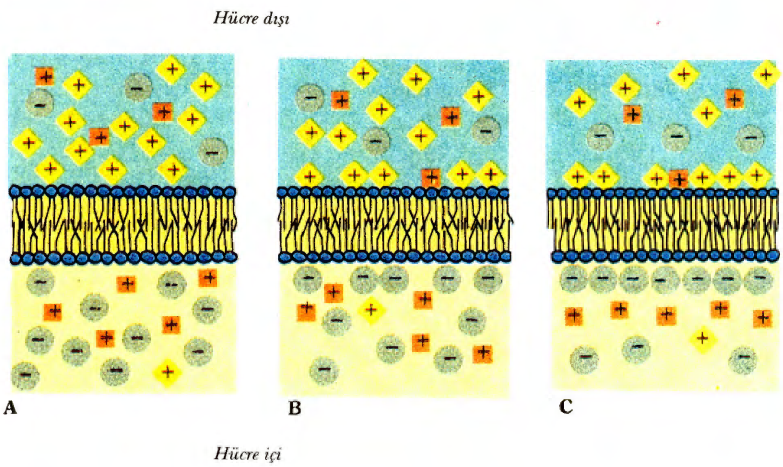
Kapılı kanalların rolü Bir sinir impulsunun ya da aksiyon potansiyelinin ilerlemesi temelde bir zar olayıdır. Başlangıçta zarın iki yüzeyi arasındaki bir elektrostatik gradiyente ve bunu izleyen, iyona özgü koordine geçirgenlik değişikliklerine bağlıdır. Bu geçirgenlik değişiklikleri ise kapılı kanallara bağlıdır. Daha önce gördüğümüz gibi, hem Na^+ hem de K^+, zarı geçebildiklerine göre, her biri için ayrı kanallar olmalıdır. Hatırlayabileceğiniz gibi, endokrin sistemle ilgili olarak incelediğimiz bazı kanallarda, kanala bağlanan bir hormon, bir kapının açılmasına neden olan allosterik bir değişiklik meydana getiriyordu ve böylece iyonlar zardan geçebiliyorlardı. Aksiyon potansiyelinin oluşmasından sorumlu olan zar potansiyelleri ***voltaj– kapılı*** kanallardır. Yani bunlar zarın iki yüzeyi arasındaki elektrostatik gradiyentte meydana gelen değişikliklere göre açılıp kapanırlar. Güncel bulgulara göre voltaj – kapılı kanalların pozitif yüklü bölgeleri vardır ve bu bölgelerin pozisyonunu koruması, hem zarın dışındaki benzer yüklerin elektrostatik itme gücü hem de içteki zıt yüklü iyonların elektrostatik çekme gücü sayesinde gerçekleşmektedir. Bir uyarı gelip de zarın belli bir ölçüde depolarize olmasına yol açınca elektrostakik etkileşimler zayıflamakda ve bu bölgelerin pozisyonu değişerek özgül iyon kanallarının açılması sağlanmaktadır (Şekil 35.19). Na^+ kanalları, uyarı söz konusu nöronun uyarılması için yeterli eşik değere ulaşınca açılırlar. K^+ kanalları ise, yeteri kadar Na^+ iyonu içeri girip zarı tamamen depolarize edinceye kadar açılmazlar. Elektrostatik gradiyent, iyon akımı sonucunda değişmeyi sürdürürse kanallar kapanır.



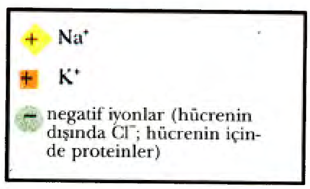
Difüzyonun ve elektrostatik çekimin rolü Eğer impuls iletimi, Na^+'nun içeri doğru akışını ve bunu izleyen K^+'un dışarı çıkışını içeriyorsa o zaman nöron başlangıçtaki iyonik dengesini nasıl yeniden oluşturuyor? Diğer bir ifadeyle fazla Na^+'dan nasıl kurtuluyor ve kaybolan K^+'u nasıl geri kazanıyor? Eğer başlangıçtaki iyon dağılımı yeniden sağlanmazsa, nöron sonunda impuls iletme yeteneğini kaybedecektir; fakat nöronlar her impulstan sonra görülen kısa bir refraktorik süre (0.5–2.0 milisaniye civarında) dışında, sonsuza kadar impuls iletmeyi sürdürebilirler.

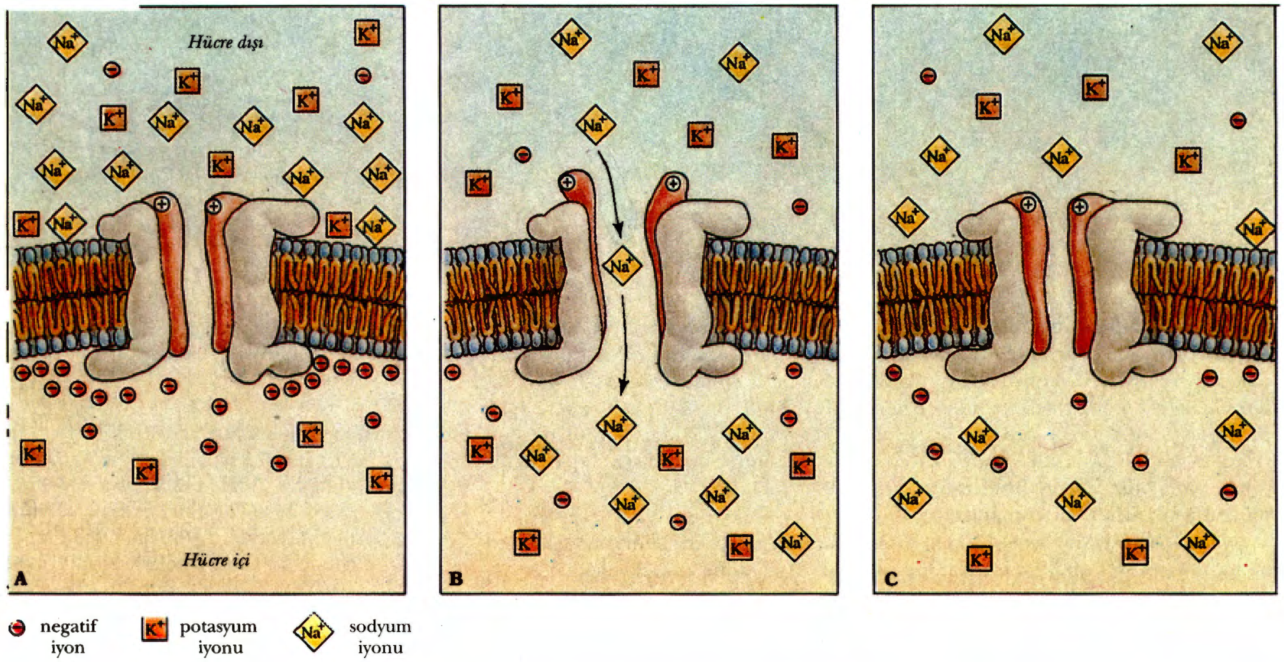
Nöronları işlevsel kılmaya yönelik iki mekanizma vardır. Kısa dönemde, impulsun geçip zarın depolarize olması sırasında, difüzyon ve elektrostatik çekim, hücre dışındaki Na^+ ile içerdeki K^+ arasındaki elektrokimyasal dengenin anında yeniden kurulmasını sağlarlar. Bunun nasıl olduğunu anlamak için, aksiyon potansiyeli ile ilgili her olayın hücre zarına çok yakın bölgelerde meydana geldiğini akılda tutmak önemlidir. Dinlenme durumundaki bir sinir telinde, hücre zarına doğru, zarın diğer yüzeyindeki zıt yükler tarafından çekilen serbest iyonlar, zarın o bölgesinde yüklerin yoğunlaşmasına yol açar; ince zarın iki yüzeyi arasındaki elektrostatik gradiyent 10^5 volt / 5 cm gibi inanılmaz bir değere erişir. Zarın iki yüzeyi, karşı yüzeyindeki zıt yüklü iyonların elektrostatik gücü tarafından çekilen iyonlar tarafından "örtülünce", bu yoğun yük tabakası, zarın aynı yüzeyinden daha fazla iyonun buraya gelmesini engeller (Şekil 35.20).

35.19. Voltaj - kapalı sodyum kanalı
Sodyum kanalı, yapısı en iyi bilinen iyon kanalıdır. 24 alfa heliks bölgesi (burada silindirler şeklinde gösterilmiştir) içermektedir. Bunlar zarı katederler ve altı heliksten oluşan dört grup halindedirler. Her grupta bir heliks (koyu kırmızı olan) pozitif yüklüdür ve komşu helikslere iyonik olarak bağlıdır. Zar potansiyeli eşik değere ulaşınca bu dört heliks, 60° dönerek 5A° kadar yukarı kayarlar. Bu hareket, kanalı Na^+'a açar. Normal potansiyele geri dönüdüğünde bu dört yüklü heliks aşağıya doğru itilir. Kanalın kapanmasının gerçek mekanizması bilinmemektedir. Buradaki modelde gösterildiği gibi, fiziksel olarak basitçe üzeri örtülüyor olabilir.



35.20 Zarın yüklenmesi
Hücre zarının iki yüzeyi arasındaki elektrostatik çekim, dışarıdan pozitif iyonların, içten de negatif iyonların zar yüzeyine çekilmesine yol açar (A-B). Sonuçta, bu yüzeyler zıt yüklü iyonlar tarafından kaplanır. Bir nokta gelir ki, artık daha fazla iyon o bölgeye çekilmez; zira dış yüzeydeki pozitif derişimi çok yükselmiştir ve bunların yarattığı elektrostatik itme gücü, hücre içindeki negatif yüklerin çekim gücünü dengeler. Zarın diğer yüzeyinde de aynı durum, negatif iyonlar için meydana gelir (C).

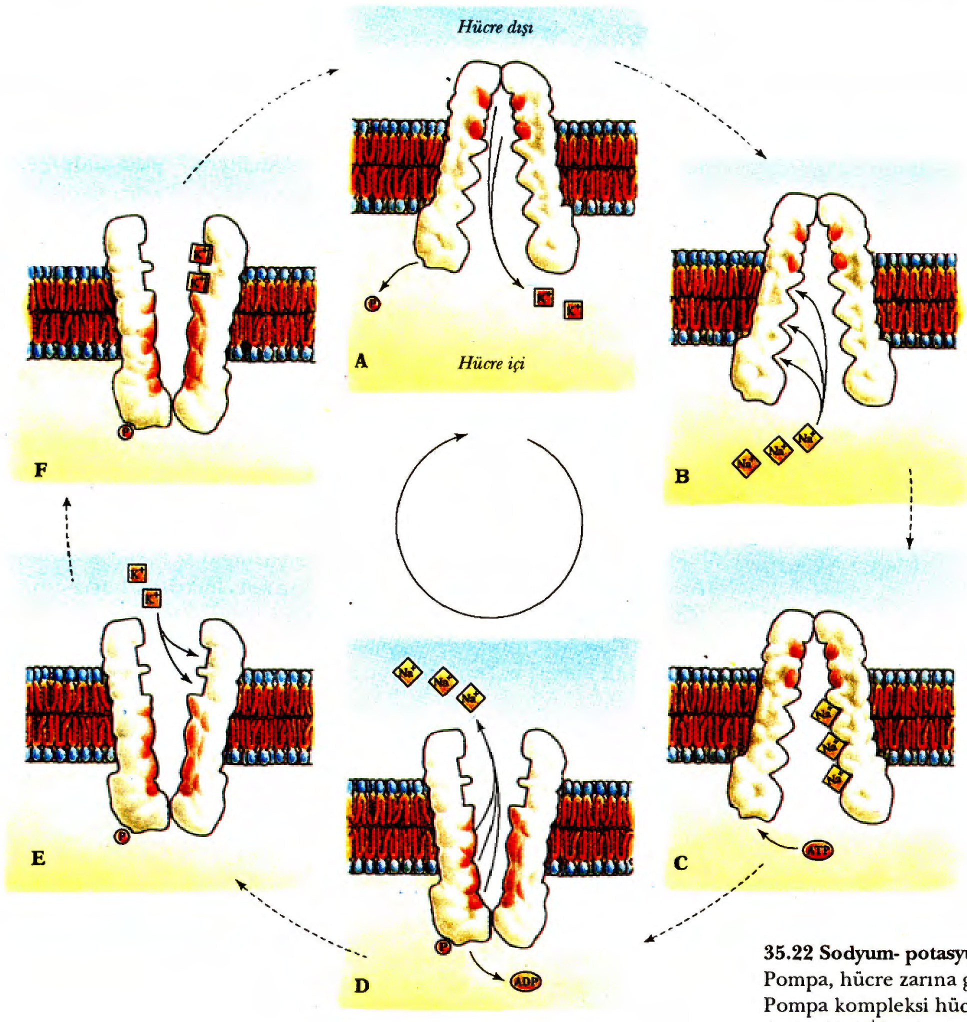




35.21 Bir aksiyon potansiyelinden sonra difüzyon Bir aksiyon potansiyeli sırasında sinir zarını geçen iyonlar hücre içi ve dışı sıvı içine hızla difüze olurlar. (A) Burada gösterilen Na^+ kanalı, kısmi zar depolarizasyonu sonucunda açılmadan önce, zar tamamen yüklenmiş durumdadır. (B) Kapı açılınca Na^+ iyonları hızla içeri hücum ederler ve zarın iki yüzeyi arasındaki elektrostatik gardiyentin önce azalmasına sonra da ters dönmesine yol açarlar. (C) Kanal kapandıktan sonra nöron zarının iç tarafında zara yakın fazla miktardaki Na^+, sitosol içine hızla difüze olur ve zar yeniden yüklenmeye başlar.

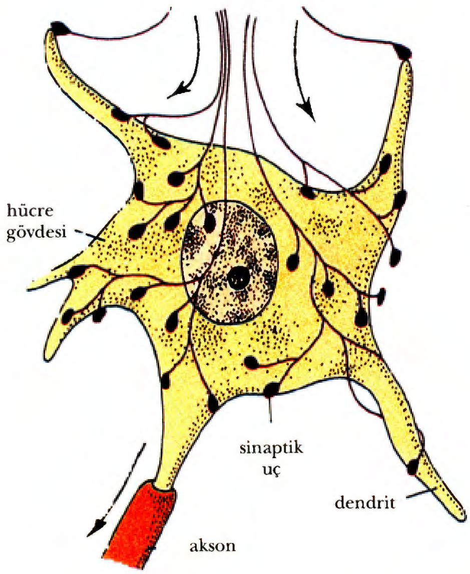
Bir aksiyon potansiyeli, iyonların zarı geçmesine yol açınca, zarın sadece büyük oranda yüklü olan iç ve dış yüzeylerinin hemen yanındaki iyon konsantrasyonları etkilenir. Bunu nedeni, geçirgenlik değişikliklerinin çok kısa ömürlü olması ve sadece en yakındaki iyonların zarı geçmeye zaman bulmasıdır. İyon derişimlerinde böylece oluşan küçük değişiklik, nöronunun içine giren Na^+ iyonlarının ve dışarı çıkan K^+ iyonlarının, her iki taraftaki sıvı içinde difüze olmalarıyla absorbe edilmiş olur. Bunu, bir havuza bir damla mürekkep damlatmaya benzetebiliriz: kısa bir süre için koyu bir bölge oluşur; fakat mürekkep büyük su hacmi içinde difüze olunca, bu hızla ortadan kalkar. Aksiyon potansiyeli sona erdikten sonra, hücreye girmiş olan sodyum iyonlarının sayısı hücreyi terketmiş olan potasyum iyonu sayısını dengeler ve böylece dinlenme potansiyeline geri dönülür. Zarı geçen az sayıda iyon gerek hücre içindeki gerek hücre dışındaki nispeten büyük hacim içinde hızla difüze olunca, hücre zarındaki lokal elektrostatik gradiyent anında yeniden kurulur (Şekil 3.21).

Nöron zarında meydan gelen olayların bu kadar dramatik olmasına rağmen, bir aksiyon potansiyeli sırasında çok küçük miktarda – yaklaşık 10^{-12} mol Na^+ hücreye girer. Dolayısıyla bir tek aksiyon potansiyelenin hücrenin bütününde Na^+ iyonu konsantrasyonu üzerindeki etkisi ihmal edilebilir düzeydedir. İçerideki ve dışarıdaki iyon rezervi o kadar büyüktür ki, yeni ölmüş bir sinir hücresi bir süre daha aksiyon potansiyeli iletmeye devam edebilir. Yine de sonuçta aksiyon potansiyeli yok olmaya başlar ve iletim durur. Eğer havuzumuzu mürekkeple kirletmeyi sürdürürsek, bir noktadan sonra renk değiştirme başlayacaktır. Buna benzer biçimde, bir nokta gelir ki, sinir hücresi içindeki sıvı, hücre içine sürekli olarak giren Na^+'ları yeteri kadar seyreltemez ve zarın iki yüzeyi arasındaki sodyum derişimi gradiyenti çok küçülür. Dolayısıyla, difüzyon ve elektrostatik çekim, nöron işlevinin korunması problemi için ancak kısa dönemli çözümlerdir.



35.22 Sodyum- potasyum pompası modeli
Pompa, hücre zarına gömülü proteinlerden oluşur. Pompa kompleksi hücre içine doğru açık olduğunda (A,B), K^+ bağlayıcı bölgeler artık K^+ bağlamazlar. Böylece bu iyonlar ve onlarla birlikte, bir önceki döngü için gerekli gücü sağlamış olan fosfat grubu, serbest kalarak sitosole geçer. Diğer yandan, Na^+ bölgeleri aktif duruma gelirler. Na^+ iyonları bağlanınca ATP'de kendi bölgesine bağlanır ve kompleksi fosforile ederek, pompanın dışarı doğru açılmasını sağlayan yapısal bir değişikliğe neden olur (C,D). Bu değişiklik, proteinin Na^+'a affinitesini ciddi biçimde azaltırken (bunun sonucunda Na+ serbest kalıp dışarı çıkar) K^+ bölgelerini aktive eder. K^+ bağlanması da kompleksin önceki şekline (A) dönmesini ve hem daha önce ATP'den sağlanmış olan fosfat grubunun hem de K^+ iyonlarını serbest kalmalarını sağlar. Şekilde pompanın alt birimlerinin hareket ölçüleri, daha iyi anlaşılmasını sağlamak için büyük ölçüde abartılmıştır.

Sodyum – potasyum pompası O zaman, aktif nöronların aksiyon potansiyellerini iletme yeteneğinin korunmasını sağlayan uzun dönemli olay nedir? Bir sinir hücresi zarının iki yüzeyi arasındaki elektrokimyasal gradiyenti koruyan ve onun dinlenme potansiyelinden (ve dolayısıyla impuls iletme yeteneğinden) sorumlu olan olay her neyse, aktif tarsport içermelidir; zira bir hücre, Na^+ 'u dışarı atmak için onu hem derişim hem de elektrostatik gradiyente karşı hareket ettirmek zorundadır. Aynı şekilde, kaybedilen K^+'u da geri kazanmak için hücre onu, derişim gradiyentine karşı hareket ettirmelidir. Şimdi artık biliyoruz ki bir nöronun zarında yaklaşık bir milyon tane sodyum – potasyum değiştirici pompa bulunmakta ve bunların gücü ATP tarafından sağlanmaktadır. Bu pompalar, hücrelerin aktif olarak Na^+ 'u dışarı atıp K^+u içeri almalarını sağlarlar (Şekil 35.22). Tek bir pompa, saniyede yaklaşık 200 Na^+ ve 135 K^+ 'u değiştirir. Sodyum – Potasyum pompalarının gelişmesi, iyona özgül voltaj kapılı kanalların evrimleşmesiyle birarada, sinirsel iletimin evrimleşmesinin temelini oluşturur.



35.23. Bir motor nöron üzerindeki sinapslar
Herbiri çok sayıda dallanma gösteren birçok akson, bir tek motor nöronun denditleri ile ve hücre gövdesi üzerinde sinaps yapar. Bir aksonun her dalı, sinaptik uç adı verilen şişkinliklerle sona erer.



35.24 *Aplysia*'dan sinaptik uçların taramalı elektron mikroskopunda fotoğrafı
Çok sayıda aksonun sinaptik ucu, bir postsinaptik nöronun hücre gövdesiyle temas halinde. Sinapsı yapanın, ucun yassılaşmış son kısmının değil kenarının olduğuna dikkat edin.

SİNAPSLARDA İLETİM

Sinaptik iletimin doğası Bir impulsun bir sinir hücresinin aksonu boyunca nasıl iletildiğini anlamak, nöronların kendi aralarında nasıl haberleştiğini ve sonuçta sinirsel kontrolün nasıl başarıldığını anlamada ilk adımdır. Bir nöronun aksonu genelde diğer nöronların dendritleri ya da hücre gövdesiyle sinaps yapar. Bir aksonun son ucu normalde çok sayıda dallanma yaptığı için bir tek nöron birçok başka nöronla sinaps yapabilir. Hatta bunun da ötesinde genellikle bu nöronların her biriyle çok sayıda noktada sinaps yapar (Şekil 35.23). Bir aksonun ince dallarından her biri, düğme şeklinde küçük şişkinliklerle sona erer. Bu yapılara ***sinaptik uç*** denir (Şekil 35.24)

Az sayıda olmak üzere, bazen sinaptik uç zarı ile bununla temasta olan hücrenin zarı arasında bir iletim bölgesi (gap junction) (bakınız s. 122) bulunur. Böyle bir bölge, iki nöron arasında doğrudan bir elektriksel iletim sağlar ve böylece, birinci nöronun aksonu boyunca ilerleyen impuls, hemen hiçbir dirençle karşılaşmadan, ikinci nörona geçer. Elektriksel sinapslar impuls iletimindeki gecikmeyi en aza indirdikleri için, sinir sisteminde iletim hızının özellikle önemli olduğu yerlerde görülürler. Bunlar ayrıca, birinci nörondaki impulsun ikinci nöronda da bir impuls yaratmasını büyük ölçüde güvenceye alır.

Buna karşın sinapsların çok büyük bir çoğunluğu elektriksel değil kimyasaldır. Birinci nöronun (presinaptik) sinaptik ucu ile ikinci nöronun (postsinaptik) zarını ayıran, yaklaşık 20 nm genişliğindeki boşluğa ***sinaptik aralık*** adı verilir. Bu boşluk boyunca iletim son uçta yer alan küçük ***sinaptik veziküllerden*** salınıp difüze olan ***transmitter*** kimyasallar tarafından gerekleştirilir (Şekil 32.25). Bu binlerce vezikülden herbirinde 10.000 taneye kadar transmitter molekülü bulunur. Presinaptik nöronun aksonu boyunca ilerleyen impuls terminale ulaşınca sinaps bölgesinde yoğunlaşmış olan özel voltaj–kapılı kalsiyum kanalları açılır ve son uçtaki zar Ca^{++} iyonlarına daha geçirgen hale gelir. Hücre dışında 10.000 kat daha yoğun olarak bulunduklarından, Ca^{++} iyonlarının bir şekilde uyarmasıyla son uçtaki sinaptik veziküller, ucun zarına doğru ilerleyip bununla kaynaşırlar ve parçalanırlar. Böylece transmitter kimyasallar egzositoz yoluyla sinaptik boşluğa salınırlar. Bölüm 37'de göreceğimiz gibi, Ca^{++} iyonları kas kasılmasını başlatmak için de benzer bir rol oynarlar.

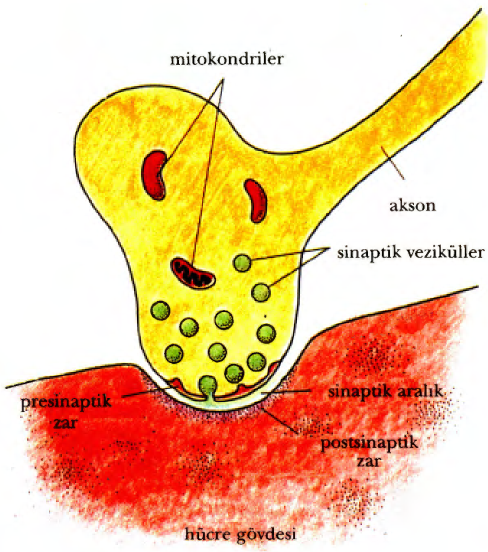
Sinaptik boşluğa salınan transmitter molekülleri, difüzyonla ilerleyip ikinci nöronun ***postsinaptik zarında*** yer alan yüksek derecede özgül reseptörlere zayıf bağlarla bağlanırlar. Bu reseptörler nörotransmittere özgüldür ve hormon reseptörlerininkine benzer biçimde işlev görürler. Transmitter ***asetilkolin*** (omurgalı motor nöronlarının kas hücreleriyle iletişim kurmasını sağlayan kimyasal) olduğunda, reseptörü aktive etmek için iki transmitter molekülünün buna bağlanması gerekir. Bir tek vezikülün içerdiği moleküller yaklaşık 2000 reseptörü aktive eder. Transmitterin reseptöre bağlanması, bir kanalın kapılarını açar ve özgül bir iyonun zarı geçmesini sağlar. Bu iyon hareketi postsinaptik nöronun zarında, potansiyel değişikliğiyle sonuçlanır ve o hücrede yeni bir impuls yaratılabilir. Asetilkolin reseptörlerini taşıyan kanallar hem K^+ hem de Na^+ iyonlarını geçirirler ve hücrenin bu kanalların etrafındaki bölgeleri kısmen depolarize olur.

Bir sinapsta iletim, bir dizi olay gerektirdiğinden –son uca Ca^{++} iyonlarını girmesi, transmitter veziküllerinin hareketi, egzositoz, transmitterin sinaptik boşlukta difüzyon ve en sonunda iyonların postsinaptik kanallar içinde difüzyonu– işlem, impulsun nöron boyunca iletilmesinden çok daha yavaştır. Bu nedenle, bir mesajın iletilme süresi beklenenden uzun olacaktır. Genel olarak, bir sinir yolunda ne kadar çok sinaps varsa, yol boyunca birim uzunluk başına ortalama iletim hızı o kadar yavaştır.

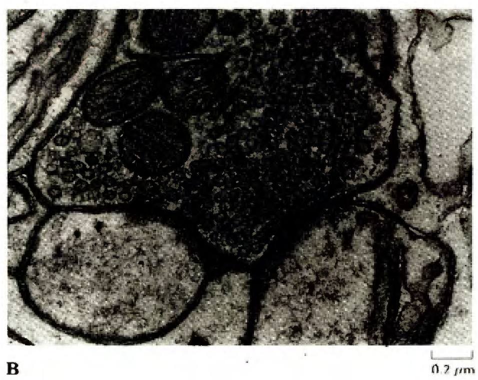
Transmitterin sinaptik boşlukta difüze olup impulsun postsinaptik hücreye aktarılması, olayın sonu değildir. Eğer transmitter kalıcı olursa, postsinaptik reseptörler, bir tek impulsun gelmesiyle sonsuza kadar uyarılırlar. O zaman, transmitteri ortadan kaldıracak bir mekanimza olmalıdır. Örneğin, asetilkolin, sinaptik boşluktan difüze olup postsinaptik hücrenin dendriti ya da hücre gövdesi zarı üzerinde etkisini gösterdikten sonra, ***asetilkolinesteraz*** adı verilen bir enzim tarafından hızla inaktive edilir. Bu enzim, transmitteri ortadan kaldırmakla, yeni bilgi taşıyan bir sonraki impulsun iletilmesine olanak sağlar. Birçok insektisit, örneğin organofosfatlar (sinir gazları olarak da bilinirler) kolinesteraz inhibitörüdür. Bunlar asetilkolinin ortadan kaldırılmasını önlerler ve bunun sonucunda, beklendiği gibi, bunlara maruz kalan bir böceğin sinapsları sürekli olarak aktif kalır. Yeteri kadar yüksek dozda verilecek olurlarsa kolinesteraz inhibitörleri önemli fizyolojik olayları etkilerler ve hayvan ölür.

Merkezi sinir sistemi dışında bir transmitter olarak işlev gören asetilkolin, merkezi sinir sisteminde de bulunan ve giderek büyüyen transmitterler listesinde de yer alır. Omurgalılarda bunlar arasında noradrenalin (aynı zamanda adrenal medullada da bir hormon olarak yapılır), serotonin, dopamin, azot oksit ve gamma amino– butirik asit (GABA) bulunur. Daha sonra göreceğimiz gibi, daha önceleri nedeni belirsiz ruhsal bozukluklardan kaynaklandıkları sanılan şizofreni ve ciddi depresyon gibi çeşitli anormalliklerin, şimdi artık MSS transmitterlerinin, reseptörlerin ve daha önce bilinmeyen nöral hormonların biyokimyasal aksaklıklarından ileri geldiği bilinmektedir. Bu keşifler bazı ruhsal bozuklukların nispeten kesin fizyolojik tedavileri için yol açmaya başlamışlardır.

Transmitter kimyasalların etkisi Daha önce, nöronların özellikle internöronların birçok hücreden bilgiler toplayıp bunların ortalamasını aldıklarını söylemiştik. Şimdi artık, bu olayın zar üzerinde nasıl başarıldığını anlayacak noktadayız. Asetilkolin gibi transmitterler için, Na^+ iyonlarının içeri doğru akışı nöronun polarizasyonunun ha-

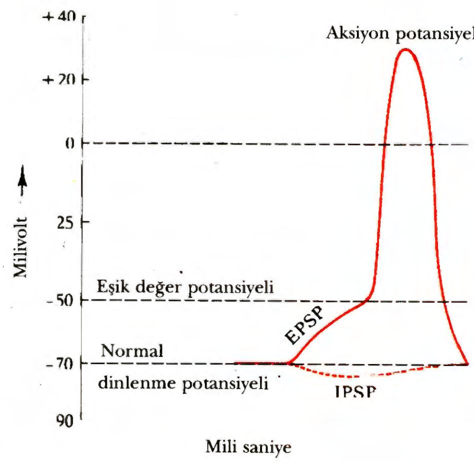


A



B

35.25 Sinaps
(A) Bir aksonun sonundaki herbir sinaptik uç, içinde transmitter madde bulunan çok sayıda sinaptik vezikül içerir. Veziküller bu maddeyi sinaptik boşluğa salınca, madde, boşluğu difüzyonla katedip bir sonraki hücrenin dendrit ya da hücre gövdesinin postsinaptik zarının polarizasyonunu değiştirir. (B) Veziküllerle dolu sinaptik ucu gösteren transmisyon elektron mikroskop fotoğrafı. Bu şekilde, sinapsta iki postsinaptik hücre yer almaktadır. Richard L. Roberts, Richard G. Kessel, Hai-Nan Tung'un *Freeze Fracture Images of Cells and Tissues* kitabından, Oxford University Press, NY© 1991.



35.26 Transmitter maddenin bir nöronun zar potansiyeli üzerindeki etkisi
Tipik bir nöronun normal dinlenme potansiyeli yaklaşık -70 milivolttur. Uyarıcı bir transmitter madde bu polarizasyonu hafifçe azaltır - yani zarın iç yüzeyindeki potansiyelin negatifliğini azaltır - ve böylece bir uyarıcı postsinaptik potansiyel (EPSP) yaratır. Eğer EPSP eşik değer düzeyine ulaşırsa ki bu normalde -50 mv civarındadır, Na^+ iyonlarının içeri ani girişi, hücre içinini pozitif olmasına yol açar ve bir impuls başlatılır. Saniyenin kesiri kadar bir süre sonra, K^+ iyonları dışarı hücum ederler ve hücrenin içi yeniden negatif olur. Bu elektriksel değişiklikler döngüsü aksiyon potansiyeli oluşturur.
Eğer transmitter madde inhibe ediciyse, zar hiperpolarize olur (belki - 75 mv'a kadar). Buna inhibe edici postsinaptik potanisyel (IPSP) (kesikli çizgi) denir ve sonuçta bir aksiyon potansiyeli oluşmaz. Transmitterin salınması sona erdikten sonra, nöron yavaşça dinlenme potansiyeline geri döner.

fifçe azaltır ve böylece içerisi dışarıya göre daha az negatif hale gelir. Bunun sonucunda, egzite edici (uyarıcı) postsinaptik potansiyel ya da ***EPSP*** adı verilen potansiyel oluşur (Şekil 35.26). Eğer EPSP yeteri kadar büyükse, aksonun tepe noktasına (akson tepeceği) yayılabilir, zarı, eşik değerinin üzerine çıkacak ölçüde depolarize eder ve akson boyunca hareket edip bir sonraki sinapsa iletilecek bir impuls başlatır.

Bazı nöronların uçlarından salınan transmitter kimyasallar, tam tersi etki yaparlar; yani postsinaptik polarizasyonunu arttırarak bunun uyarılmasını güçleştirirler. Bu transmitterler inhibitör etkilerini, postsinaptik zardaki bazı kanallara bağlanıp onların açılmasına yol açmakla gösterirler. Bu kanallar klor iyonlarını (Cl^-) içe ve bazı durumlarda K^+'un dışa geçmesini sağlarlar. Hücreler, çevre sıvıya göre negatif yüklü olsalar bile, Cl^- iyonları hücreye girebilirler; çünkü güçlü derişim gradiyenti (Cl^- iyonları hücre dışında 5 kat daha yoğundurlar) ters yönde etkili elektrostatik gradiyenti yener. Cl^- iyonlarının girişi zar potansiyelini stabilize eder ve böylece EPSP'leri önler. Diğer yandan, K^+ iyonlarının hüreyi terketmesi, hücre zarının hiperpolarize olmasına yol açar – hücrenin içi dışına göre daha negatif olur – ve bir inhibe edice postsinaptik potansiyel, ***IPSP*** oluşur. Bu yüzden zarı, eşik değere depolarize etmek ve nöronu uyarmak için, ek uyarıcı transmitterlere ve normalden fazla sayıda uyarıcı impulslara gerek doğar. Bütün sinirsel olaylarda sonucu EPSP'ler ile IPSP'ler arasındaki denge belirler.

Bir zamanlar her transmitter ya uyarıcı ya da inhibe edici olarak sınıflandırılmaktaydı. Fakat mademki transmitter, postsinaptik zarın geçirgenliğini değiştiriyor o halde, transmitterin özelliğinden çok, zardaki kapılı kanalların iyon özgüllüğü bunların inhibe edici ya da uyarıcı olduğunu belirler. Gerçekten de artık biliyoruz ki asetilkolin, sinir –kas bağlantılarından çoğunda uyarıcıyken, kalp kası içn inhibe edicidir. Bu durumda, kalp kasındaki asetilkolin reseptörleriyle bağlantılı kanallar, diğer kaslardakilerden farklı olmalıdır ve transmitterler farklı hedef dokularda farklı tipte kanalları açıyor olmalıdır.

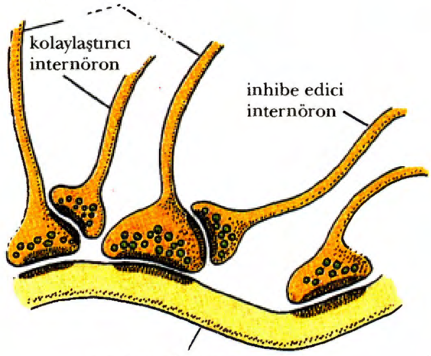
Yine bir zamanlar, bütün sinaptik iletimilerin zar potansiyelini doğrudan değiştirdikleri düşünülürdü. Fakat postsinaptik zar ile endokrin sistemin hedef hücreleri arasındaki işlevsel benzerlikler göz önüne alınırsa, sinapsların da sinir hücresinin kimyasını değiştirmek için ikinci haberci stratejisini kullandıklarını beklemek mantıklı olur. Gerçekten de, çeşitli transmitterler serotonin ve noradrenalin gibi amino asit türevleri (nöropeptitler) – sinir hücrelerinin adenilat siklaz sistemini aktive ederler. Bu da, sinir ve endokrin sistemlerinin ortak bir evrimsel orijini paylaştıkları fikrine ek destek oluşturur. Genel olarak, ikinci haberci nörotransmitter sistemi, postsinaptik hücrenin uyarılabilirliğinde uzun dönemli değişikliklere yol açar – örneğin öğrenmeyi ve hafızayı ortaya çıkaran tipteki değişikliklere. İyon kanallarını doğrudan etkileyen transmitterler, kısa dönem elektrisel olaylardan (EPSP'ler ve IPSP'ler) sorumludurlar.

Şimdiye kadar incelediğimiz hem uyarıcı hem de inhibe edici sinapslar, postsinaptik hücrede bir impulsun oluşup oluşmayacağını belirler. Sinapslarda aynı zamanda ***presinaptik inhibisyon*** ve ***presinaptik kolaylaştırma*** meydana geldiğini gösteren çok sayıda bulgu vardır. Bu durumlarda, inhibe edici ya da uyarıcı internöronların son uçla-

rı, presinaptik hücrenin son uçlarıyla sinaps yaparlar (Şekil 35.27) ve transmitter salgılayacak olan sinaptik veziküllerin sayısını değiştirirler. Bu tip inhibisyon ya da kolaylaştırma, bir bilgi kaynağından gelen uyarıcı impulsu, postsinaptik hücrenin bir başka kaynaktan gelen uyarılara karşı duyarlılığını değiştirmeksizin modifiye etmek gibi bir avantaj oluşturur.

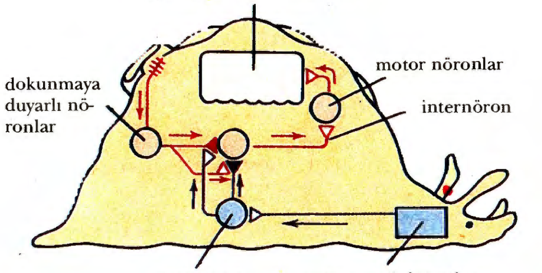
Presinaptik etkileşimler, aynı zamanda adaptasyona yönelik davranış modifikasyonlarının da temelini oluştururlar. Yeniden *Aplysia*'nın solungaç geri çekme davranışına göz atalım. Devre, Şekil 3.28'de duyu reseptörlerinden kaslara giden yollardan biri dışında, ihmal edilerek, çok şematik olarak gösterilmiştir. Renkli sinaps, ardarda uyarılırsa ***alışma*** gösterebilir, yani daha az duyarlı olabilir. Örneğin *Aplysia*, uygun olmayan su içinde tutulursa, kısa bir süre sonra geri çekme eşiğini yükseltir ve normal aktivitelerini yeniden kazanır. Alışma uzun sürelidir; fakat bir anda ortadan kalkabilir. *Duyarlılık*, alışmış bir devreyi yeniden uyandıran mekanizmadır. Diğer duyulardan gelen uyarılar, örneğin ışık düzeyinde ani bir değişiklik (Şekil 35.28), kritik sinapslara yöneltilir ve buralarda salgılanan transmitterler bir alışkanlığı yok ederler.

Basit düzeyde öğrenme de bu özel duyu kavşaklarında yer alabilir. Duyarlılaştırıcı devrede solungaç geri çekici internörona bir akson gönderir; fakat bağlantı (Şekil 35.28; siyah sinaps), bir uyarım oluşturamayacak kadar zayıftır. Duyu hücrelerinden gelen ikinci bir akson dalı bu etkisiz sinapsta sonlanır ve ikisi aynı anda uyarıldıklarında bunu güçlendirir. Böylece eğer çeşitli duyarlılaştırıcı impulslardan bir tanesi ile dokunma reseptörü devresi arasında güvenilir bir korelasyon kurulursa, duyu sisteminin, dokunma reseptörlerinin beklenen uyarısını "tahmin eden" sinapsı, kısa sürede, solungaç geri çekme hareketini başlatacak kadar güçlendirecektir. Bu olay– koşullandırma – Bölüm 38'de daha ayrıntılı olarak incelenecektir.

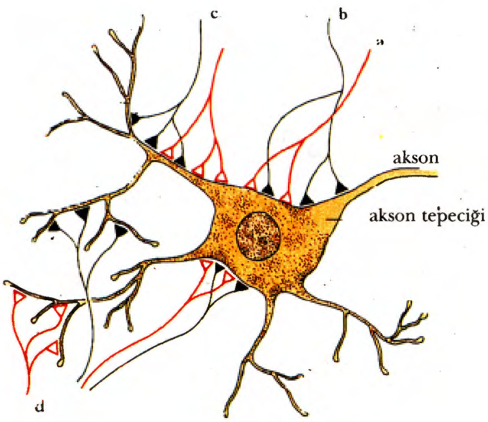


35.27 Presinaptik inhibisyon ve kolaylaştırma
Presinaptik inhibisyonda, bir inhibe edici internöron, presinaptik nöronun son ucunda sinaps yapar. İnhibe edici hücre transmitterini (genellikle GABA) salgıladığı zaman, presinaptik nöronun son ucundan az sayıda vezikül kendi transmitterlerini salgılayacak sonuçta postsinpatik nöron, bu yoldan daha az uyarı alacaktır. Benzer biçimde, presinaptik kolaylaştırmada, kolaylaştırıcı internöron, presinaptik nöronun son ucuna kendi transmitterini (genellikle serotonin) salgılar ve sonuçta presinaptik nöronun son ucundan daha fazla vezikül transmitter salgılar ve postsinaptik nöron bu yoldan daha fazla uyarı alır. Postsinaptik nöronun tüm uyarılara karşı duyarlılığını azaltan postsinaptik inhibisyonun aksine, presinaptik inhibisyon ve kolaylaştırma sadece belirli uyarıları etkiler. Postsinaptik nöronun diğer kaynaklardan alacağı uyarımlar etkilenmez.

Nöronların entegrasyon işlevleri Kimyasal sinapslar, sinir devrelerinde direnç noktalarıdır. Bir impuls, bir nöronun aksonunun ucuna kadar yol alabilir; fakat Şekil 35.28'de *Aplysia* devresindeki siyah sinaps gibi orada son bulabilir. Çünkü yol üzerindeki bir sonraki nöronda ya hep ya hiç cevabı oluşturmaya yetecek kadar uyarıcı transmitter salgılanmaz. Gerçekten de bir tek nörondan gelen bir tam impulsun devredeki ikinci nöronu uyarmasına pek rastlanmaz. Normalde, birçok farklı uçtan, aşağı yukarı aynı anda uyarıcı tranmitterlerin salgılanması gerekir. Böylece tek tek EPSP'ler toplanıp yeteri kadar büyük bir EPSP meydana getirecekler ve hedef hücrenin eşik



35.28 *Aplysia*'da duyarlılaştırma ve öğrenme
Alışma, kırmızı sinapsta meydana gelir ve hayvanın dokunmaya karşı duyarlılığını azaltır. Duyarlılaştırma, alışmış sinapsi yapan presinaptik nöron, ilgisiz bir uyarım (bu örnekte ışık) tarafından aktive edildiği zaman meydana gelir. Dokunma ve duyarlılaştırma devreleri arasında korelasyon kurulunca mavi sinapsta koşullanma meydana gelir. Böylece başlangıçta zayıf olan mavi sinaps, yeteri kadar güçlenerek internöronu kendi başına uyaracak duruma gelir.



35.29 Bir nöronun entegrasyon işlevi
Bir nöron, birçok farklı kaynaktan gelen sinirlerle hem uyarıcı (açık üçgenler) hem de inhibe edici (kapalı üçgenler) sinapslar yapar. Bu sinapslar, aksonun, impulsun oluştuğu bölgesi olan tabanından (akson tepeciği) çeşitli uzaklıklarda olabilirler. Nöronun bir impuls meydana getirip getirmeyeceği herhangi bir zamanda, çeşitli sinapsalardan akson tepeciğine ulaşan tek tek EPSP'lerin ve IPSP'lerin cebirsel toplamıyla tayin edilir. Fakat aksonda iletilen bir impulsun, aldığı yol boyunca şiddetini azaltmamasının aksine, depolarizasyonlar (EPSP'ler) ya da hiperpolarizasyonlar (IPSP'ler) bir dendrit ya da hücre gövdesi üzerinde ilerlerken güçlerinde azalma olur. Böylece, akson tepeceğine yakın yerlerde sinaps yapan a ve b internöronları, nöronun davranışını, tepecikten uzakta sinaps yapan c ve d internöronlarına göre daha kolay etkilerler. Bu son iki internöron; ancak çok sık aralıklarla impuls gönderirlerse etkileri ön plana çıkar. Kısaca, bir nöronun üzerindeki sinapsların geometrisi entegrasyon işleminin yönünü belirler. Bazı internöronlardan gelen impulslar diğer bazı internöronlardan gelenlere göre daha ağırlıklıdır.

değeri aşılarak bir impuls oluşturulacaktır. Bu birbirine eklenme olayına ***summasyon*** adı verilir. Eğer farklı nöronların komşu uçları aynı anda ateşlenirse spatial summasyon oluşur; ya da bir hücre o kadar yüksek bir hızda uyarır ki, tek tek EPSP'ler zaman içinde üst üste binerler ve böylece temporal summasyon oluşur. Summasyon, bu ikisinin karışımı da olabilir.

Postsinaptik zar üzerindeki summasyon cebirseldir. Eğer uyarıcı ve inhibe edici transmitterler aynı anda salgılanacak olursa, meydana gelen EPSP'ler ve IPSP'ler işaretlerine göre toplanır. Bir çeşit moleküler "oy alma" diyebileceğmiz bu işlemin sonucu, gelen bilginin karakterini yansıtır. Birçok hayvan türünde görülen bu tip bir sinirsel işleme, ***integrasyon*** adı verilir. Hücre kendisine gelen tüm sinyalleri entegre eder (bir internöron ya da motor nörona binlerce farklı internöron ya da duyu nöronundan sinyal gelebilir) ya da bir impuls üretir ya da sessiz kalır (Şekil 35.29). Sinir sistemi, bu basit evet–hayır ya da açık–kapalı kararlarını birleştirerek aldığı duyu bilgilerini işler.

Sinapslarda meydana gelen anormallikler, özellikle transmitterlerdeki düzensizlikler, çeşitli sinirsel hastalıklar olarak kendilerini gösterirler. Sinapslar, sinir sisteminde bilgi işlemden sorumlu oldukları ve bunları düzgün işlev görmesi çeşitli presinaptik enzimler, iyon kanalları, transmitterler, inaktive edici enzimler ve postsinaptik reseptörler ile iyon kanalları arasındaki çok hassas dengeye bağımlı olduğu için, sinaptik anormalliklerin çok zarar verici olmaları sürpriz değildir. Dikkatli ve tıbbi gözetim altında kullanıldıklarında, etkilerini sinapslar üzerinde gösteren bazı ilaçlar, endişe, ciddi nörolojik ağrı ya da sinapsların biyokimyasal bozukluklarıyla ilgili hastalıklarda yararlı olabilirler. Fakat eğer düzensiz kullanılacak olurlarsa, aynı ilaçlar, bazı akıl hastalıklarında görülenlere son derecede benzer belirtiler oluşturabilirler ve bazı durumlarda bu belirtiler uzun süreli hatta kalıcı olabilir.

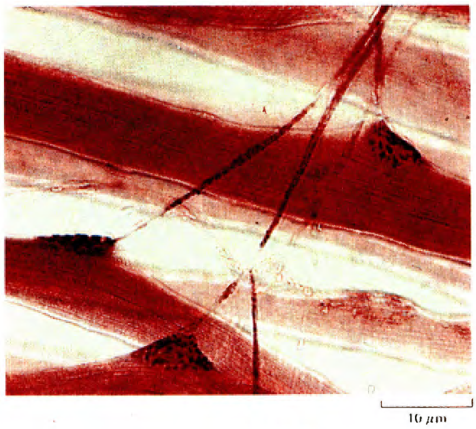
Nörolojik ilaçlar sinaps işlevini çeşitli yollardan değiştirebilirler. Bazı sinapsların işlevini şu yollarla durdurabilirler: (1) uygun transmitterin sentezini etkileyerek; (2) transmitterin vezikül içine alınmasını önleyerek; (3) transmitterin veziküllerden sinaptik boşluğa salgılanmasını önleyerek ya da (4) postsinaptik zardaki reseptör bölgelerini kapatarak. Böylece transmitter salgılansa dahi etkisini gösteremez. Bu durumun aksine, bazı ilaçlar aşağıdaki yollarla postsinaptik hücrelerin aşırı ve kontrolsüz aktivitesine yol açarlar: (1) aşırı miktarda transmitter salgılatarak; (2) transmitterin etkisini taklit ederek; ya da (3) daha önce kolinesteraz inhibitörlerinde belirtildiği gibi, görevini bitiren transmitterin ortadan kaldırılmasını inhibe ederek.

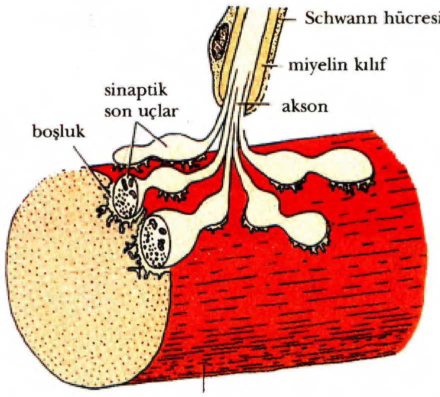
Bir ilacın fizyolojik etki şekli, bunun yol açtığı davranış belirtilerini açıklamada yardımcı olur. Örneğin, amphetamin, bir uyarıcı olarak etki eder; çünkü beyinde noradrenalin salgılanmasını artırır. Diğer yandan reserpin sakinleştirici (uyuşturucu) etki gösterir; çünkü noradrenalinin sinaptik veziküllerin içine alınmasını ve böylece salgılanmasını öner. Böylece, bu ilaçlar tarafından oluşturulan davranış belirtileri arasındaki zıtlık, bunların aynı sinapslar üzerindeki zıt etkileriyle açıklanabilir.

Son yıllardaki araştırmalar, diğer bazı önemli nörolojik ilaçların etkilerinin kısmen açıklığa kavuşmasını sağlamıştır. Nikotin bir uyarıcı olarak etki eder; çünkü asetilkolinin etkisini taklit eder. Yaygın

olarak kullanılan bir sakinleştirici olan klorpromazin, postsinaptik zarlarda reseptör bölgelerine bağlanıp transmitterin etkisini önlemek yoluyla hem asetilkolin hem de noradrenalin salgılanan sinapslarda impuls iletimini inhibe eder. Lokal anestezikler, örneğin kokain, soydum kanallarının iç kısmına bağlanıp bunları bloke ederek etki gösterir (Kokain aynı zamanda noradrenalinin geri alınmasını önler ve dopaminin etkisini artırır. Böylece sinir sistemini başka yollardan etkilemiş olur). LSD (liserjik asit dietilamid), duyuların algılanmasının ve diğer zihinsel fonksiyonların bozulması gibi karakteristik etkilerini, serotonin reseptörlerine rastgele bağlanarak gösterir. Benzodiazepinler, ki bunların içinde en çok reçetelenen yatıştırıcı valiumdur, inhibitörik bir transmitter olan GABA ile sinerjistik olarak etkileşime girerek klor kanallarının açılmasına ve bu yolla sinaptik iletimin inhibe edilmesine yol açarlar. Mariyuananın (tetrahidrokannabinol) aktif bileşeni, bir G– proteinine bağlı reseptöre bağlanarak MSS aktivitesini karmaşık yollardan baskılar.

Daha önceleri yanlış anlaşılan çeşitli nörolojik bozukluklar artık hemen hemen kesin olarak transmitter problemleriyle izlenmektedir. Ciddi depresyon, serotonin taşıma sistemindeki bir aksaklıkla yakından ilintilidir. Birçok intihar kurbanının beyninde normalin yarısı kadar serotonin ve normal sayının üçte biri kadar serotonin bağlanma bölgesi bulunmuştur. Şimdi şizofreninin bir tipi anormal dopamin düzeyine bağlanmaktadır ve anormal dopamin reseptörleri bir çeşit alkolizmde en önemli etken olabilir. Manik-depresiv sendromun kimyasal temeli yeterli derecede anlaşılmış ve psikoanaliz yerine kimyasal olarak (lityum ile) tedavi edilmektedir. Son zamanlarda elde edilen bulgular, bir insanın diğer insanlarla iletişim ve ilişki kurmasını engelleyen ve bir bozukluk olan otizmin, biyokimyasal bir eksiklikten kaynaklandığını kanıtlamıştır.

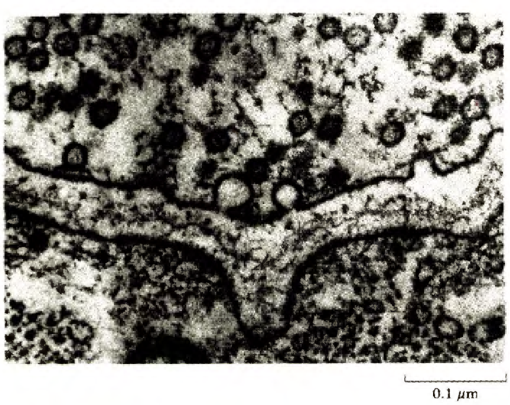




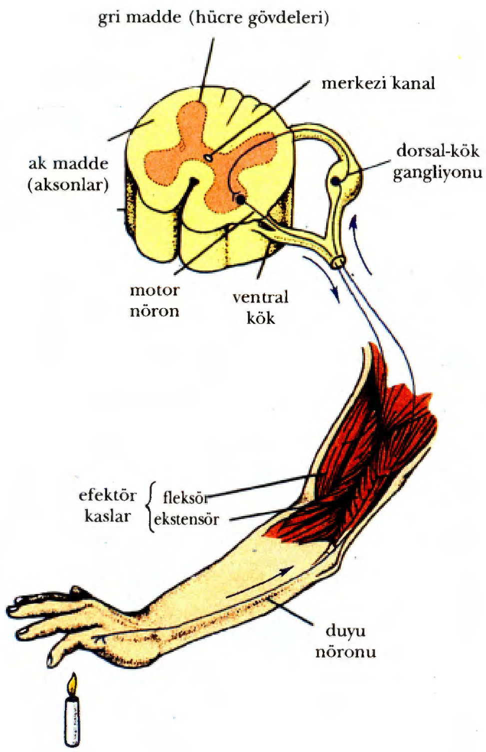
35.30 Sinir kas kavşakları
Üst: Yılanda, kasa giden bir akson sonuna doğru çok sayıda dallanma yapar ve her bir kas teliyle kas sinir kavşakları oluşturur. Alt: Bir kas-sinir kavşağının büyütülmüş şekli. Kavşak, aksonun dalları ve bunların son ucu ile komşu kas telinin özelleşmiş bölgesi tarafından oluşturulur. İki nöron arasındaki bir sinapsta olduğu gibi, kas ve sinir hücreleri arasında da bir boşluk vardır.

SİNİRDEN KASA İLETİM

Bir sinir yolunda, birbirini izleyen nöronlar arasındaki sinapslarda bir boşluk olduğu gibi, bir aksonun son ucuyla bunun bağlantı yaptığı efektör arasında da bir boşluk vardır. Eğer efektör bir iskelet kasıysa, bu boşluk özelleşmiş bir yapı içinde yer alır. ***Sinir kas kavşağı*** (ya da motor uç plak) adı verilen bu yapı, aksonun son ucuyla komşu kas yüzeyi tarafından oluşturulur (Şekil 35.30 ve 35.31). Bu boşluktan iletim, nöronların çoğunun arasında olduğu gibi, transmitter kimyasallar aracılığı ile olur ve sinirle kas arasındaki iletimin temelindeki



35.31 Bir kurbağada bir sinir-kas kavşağı bölgesinin elektron mikroskopuyla çekilmiş fotoğrafı
Mikrofotoğrafın üst yarısı bir aksonun son ucunun bir bölümünü ve bunun içindeki çok sayıda sinaptik vezikülü gösteriyor. Veziküllerden bir kısmı nörotransmitter salgılamaktadır. Alt yarıda ise bir kas hücresinin bir kısmı görülmektedir. İki hücre arasında belirgin bir boşluk vardır.



35.32 Eli geri çekme devresi
El sıcak bir cisme temas edince, ağrı reseptörlerinde oluşan sinyaller omurilikteki motor nöronlara ulaşırlar. Bunlar da elin hızla geri çekilmesini sağlarlar. Bu motor nöronlar, fleksör kası aktive ederlerken, ekstensör kası inhibe ederler. (Gri madde boyunca uzanan merkezi kanal, gelişmenin erken dönemlerinde mevcut olan ince sinir kordonunun bir kalıntısıdır.)

biyokimyasal olaylar bildiğimiz kimyasal sinapslardakilere çok benzerler.

Hayvanlarda, çeşitli tipteki sinir ağları, kasların çok hassas biçimde kontrol edilmesini sağlar. Omurgasızların çoğunda üç çeşit motor nöron içeren tipik bir sistem vardır. Bunlar, büyük, hızlı kasılmalar yaratan bir "hızlı" sinir teli, yavaş ve daha hassas kontrol edilen hareket sağlayan bir "yavaş" sinir teli ve kasılmayı önleyen bir inhibitorik sinir telidir. Daha yüksek omurgasızlarda, kaslar internöronlar gibi davranıp inhibitorik ve uyarıcı impulsları entegre ederler. Birçok omurgasız kas teli, aşamalı bir tepki sergiler; bunlar uyarımın hızıyla orantılı olarak kasılırlar. Omurgalılarda iskelet kaslarının hareketi oldukça farklı bir strateji izler; birincisi kas başına düşen sinir teli sayısı çok daha fazladır; fakat bunların her biri ya hep ya hiç prensibine göre tepki verir. İkinci olarak inhibitorik internöronlar yoktur; bunun yerine, zıt etkili kaslar çiftler halinde organize olmuşlardır–örneğin biri bir parmağı gererken, diğeri büker. Yüksek omurgasızlarda kas telleri, kendilerine gelen çeşitli impulsları kendileri entegre ederken, omurgalılarda bu işlem merkezi sinir sistemi tarafından başarılır. Kaslarda çok daha fazla sayıda motornöron lifi vardır ve bunların herbirinin etkisi göreceli olarak daha azdır. Merkezi sinir sistemi, kontrolü şu yollarla sağlar: (1) aktif olan sinir teli sayısını ve bunların impuls çıkarma hızını düzenleyerek, (2) kas çiftlerine (antagonist) giden sinyalleri dengeleyerek. Böylece bunlar zıt yönde etki gösterirler.

Omurgalı iskelet kasında sinir–kas kavşağındaki transmitter, asetilkolindir. Kaslarda paralize yol açan çeşitli ilaçlar, örneğin botulizmden sorumlu bakterinin ürettiği zehir ve Güney Amerika yerlilerinin zehirli oklarında kullandıkları sinir – kas blokeri olan kürar – bu etkilerini motor nöronlar ile kaslar arasındaki iletimi önleyerek gösterir. Artık kürarın bir asetlilkolin taklitçisi olduğu biliniyor; reseptörlere bağlanmakta; fakat kanal kapılarını açamamaktadır. Asetilkolinesterazın bunu inaktive edememesi işleri daha da kötüleştirir. Reseptörler kalıcı olarak bloke edilirler ve iletim durur. Diğer yandan botulin toksininin etkisi iyi anlaşılamamıştır. Önce sinir–kas kavşağındaki presinaptik uçların aşırı aktivite göstermesine yol açar ve bunun sonucunda kaslarda hafif kasılmalar (tremor) ve paraliz oluşur; fakat bir süre sonra aynı uçlarda aktivite durur ve olay ölümle sonuçlanır. Sinir–kas kavşağı en azından bir ölümcül virüsün daha etki alanıdır: Kuduz virüsünün. Kuduz virüsünün aşırı virülansı ve konakçılarının geniş filogenetik yelpazesi, virüsün, asetilkolin reseptörlerine özgül afinitesinin bir sonucu gibi görünmektedir.

OMURGALILARDA SİNİR YOLLARI

Sinirsel kontrolü daha iyi anladıkça görüyoruz ki bu, hem tek bir nöron düzeyindeki fizyolojik olayları hem de sinir hücresi sistemleri arasındaki entegrasyon olaylarını kapsayan karmaşık bir fenomendir. Omurgalılarda, en basit nöral kontrol ***refleks arkı*** aracılığı ile başarılır.

REFLEKS ARKLARI

Bir motor nörona bağlanan bir duyu nöronu, sinir sistemindeki en basit devreyi oluşturur. Bu tipten devreler, çabuk meydana gelmesi gereken davranış tepkilerini kontrol eden refleks arklarında görülür.

Örneğin, acil durum tepkilerinde ve dengenin otomatik olarak korunmasında olduğu gibi. Diğer bazı devreler, mide gibi organların çalışmasını hassas bir biçimde düzenlerler (örneğin bir lokal refleks arkı, mide içindeki basıncı ölçerek, transmitter olarak kullandığı azot oksit aracılığı ile mide duvarlarını uygun biçimde gevşetir). Bu bölümde omurgalılardaki uzun menzilli refleks arklarının organizasyonunu inceleyeceğiz.

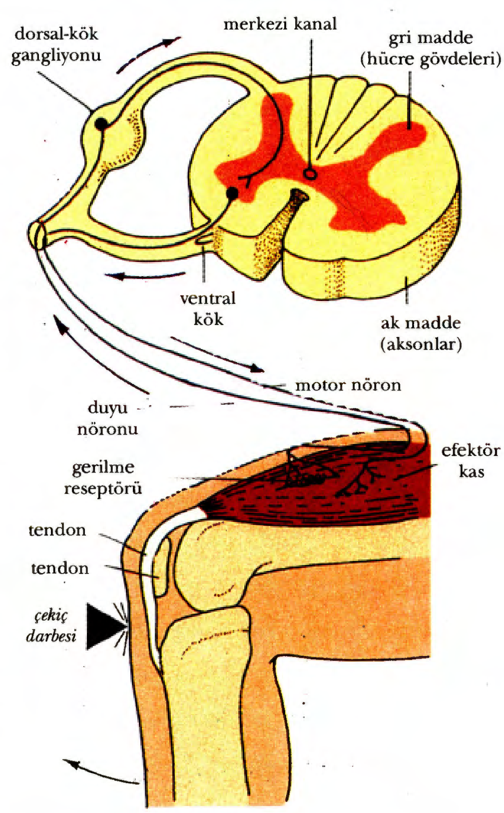
Bir acil durumun tepkisine iyi bir örnek geri çekme refleksidir. Sıcak bir cisme dokunduğumuzda, elimizi otomatik olarak geri çekeriz. Bu cevapta yer alan duyu nöronları, elden omuriliğe uzanırlar. Bunların hücre gövdesi, omuriliğin yanıbaşında ve dosal tarafına yakın yer alan ***dorsal kök ganliyonunda*** (ya da spinal gangliyon) bulunur (Şekil 35.32). Aksonlar omuriliğin arka tarafından girerler ve omuriliğin gri maddesinde bulunan motor nöronların dendritleri ya da hücre gövdeleriyle sinaps yaparlar. Motor nöronların aksonları ise omuriliğin ventral (alt) kısmından çıkıp kaslara giderler. Bu reflekste, ilgili duyu hücrelerinden kaynaklanan güçlü bir sinyal hem fleksör kasların kasılmasını hem de ekstensör kasların inhibe olmasını sağlar. Böylece, bu kritik motor cevap, acının bilinçli olarak algılanmasından sorumlu sinyal (ki refleks yolunu omuriliğinde terkeder) analiz edilmek üzere beyne ulaşmadan meydana gelmiş olur.

İyi bilinen bir refleks olan diz kapağı refleksi dengenin otomatik olarak korunmasını sağlayan devrelere iyi bir örnektir. Doktorlar, hastanın dizkapağına özel bir lastik çekiçle vurarak bu tepkiyi düzenli olarak test ederler (Şekil 35.33). Duyu elemanları, belirli bir kasın ne derecede gerildiğini ölçebilen gerilme reseptörleridir. Kasın karşı koymak zorunda olduğu güç – burada bir bacağın üzerindeki ağırlık– arttıkça, kas gerilir ve reseptörler bu gerilmeyi duyu nöronları aracılığı ile omuriliğe sinyal olarak bildirirler. Bir önceki örnekte olduğu gibi, bilgi hem analiz için beyine hem de ani tepki için motor nöronlara iletilir. Bu devredeki motor nöronlar, aktive edilen gerilme reseptörlerinin yer aldığı kası kontrol eden, motor nöronlardır. Reseptörlerden gelen sinyaller, motor nöronun impuls çıkartma hızını artırırlar ve kaslar –bu durum için ekstensörler– çekiç başının doğurduğu ek "yükü" karşılamak için kasılırlar.

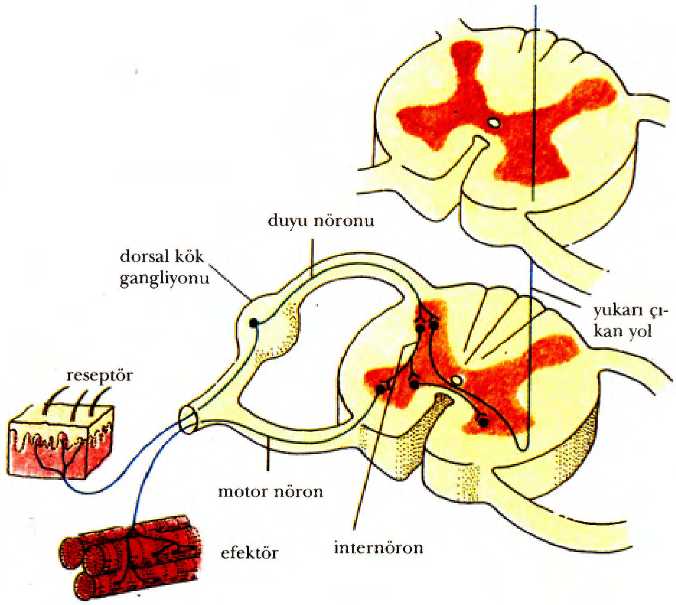
Bu tip bir otomatik ayarlama, negatif geri bildirime bir örnektir. Gelen duyu sinyalinde bir değişiklik, kendi kendini düzelten bir tepki doğurur ve bu yolla değişiklik ortadan kaldırılarak sistem normal durumuna döner. Bu örnekte, ekstensör, kasın gerilme reseptörlerinden gelen sinyallere bir tepki olarak kasılması, kasın boyunun kısalmasına ve böylece, reseptörü uyaran gerilmenin ortadan kalkmasına ve duyu sinyalinin kesilmesine yol açar. Böylece, diz kapağı refleksi organizma farkında olmadan otomatik olarak konumlanmayı (postür) ayarlar.

Bu çok basit refleksleri bir model olarak kullanarak, omurgalıların spinal refleks arklarıyla ilgili çeşitli genellemeler yapabiliriz:

1. Belli bir refleks arkında duyu bilgisini omuriliğine taşımak üzere hiçbir zaman birden fazla nöron bulunmaz (ama bu bir nöron uzun olmalıdır) (tabi ki aynı işlevi yapan buna benzer çok sayıda nöron yan yana bulunabilir).
2. Duyu nöronunun hücre gövdesi daima omiriliğin dışında, bir dorsal kök gangliyonunda yer alır.
3. Duyu nöronlarının aksonları, omuriliğe daima dorsal (sırt) tarafından girerler.
4. Motor nöronların aksonları omuriliğin daima ventral (alt) tarafından çıkarlar.



35.33 Diz kapağı refleksi
Vücut konumunun otomatik kontrolü sisteminin bir parçası olan bu refleksi, kas üzerindeki yükü ölçer (gerim reseptörleri tarafından bildirilir) ve bu kasa gelen motor sinirlerin impuls çıkarma hızını ayarlayarak her hangi bir değişikliği giderir. Diz kapağının uyarılması, tendona uygulanan sert darbenin kasa ve bunun reseptörlerine bindirdiği kısa süreli aşırı yükün sonucudur.



35.34 İnternöronları da içeren bir refleks arkı Duyu siniri, omuriliğin gri maddesi içinde çeşitli nöronlarla sinaps yapar. Bu internöronlardan bir kısmı doğrudan aynı taraftaki internöronlarla sinaps yaparken, bazıları diğer tarafa geçerek burada başka motor nöronlarla ve beyine giden yollarda yer alan diğer internöronlarla sinaps yaparlar.

Diz kapağı refleksinde rol oynayan duyu ve motor nöronları, aynı sinir içinde; fakat zıt yönlerde impuls taşıyarak yer alırlar. Hem duyu hem de motor lifleri taşıyan sinire, karışık sinir denir. Omurilik ile bağlantılı olan tüm sinirler karışık sinirlerdir. İnsanda bu sinirler 31 çifttir ve bunların her biri omiriliği terk ettikten sonra tekrar tekrar dallanarak, vücudun başın altında kalan birçok bölgesine sinir veren, daha küçük sinirleri oluştururlar. Diğer yandan, bazı sinirler, omuriliğe bağlanmak yerine, doğrudan beyine bağlanırlar. İnsanda bu kraniyal sinirlerden 12 çift bulunur. Bunların bazıları sadece motor, bazıları sadece duyu, bazıları da karışık sinirlerdir.

Buraya kadar refleksleri çok basit izole durumlarında gördük. Vücudumuzda çok az sayıda refleks yolu sadece iki nöron içerir. Genellikle en azından bir internöron, duyu nöronu ile motor nöron arasında yer alır (Şekil 35.34) ve devrede çok daha fazla sayıda internöron bulunabilir. Bu internöronların sayısı, bir tepkinin ne kadar hızlı verilmesi gerektiği ile ne kadar duyu entegrasyonu ve kas koordinasyonu gerektiği arasındaki dengeye bağlıdır.

Akılda tutulması önemli olan şudur ki, bir refleks arkı, ister az sayıda ister çok sayıda nöron içersin, diğer sinir yolları ile iki tip bağlantı yapar. Birincisi beyine daima bilgi iletir ve buradan tepkiyi önleyici ya da artırıcı komutlar çıkartılır. Örneğin doktorun dizinize vuracağını bilirseniz ve tepkiyi modifiye etmek üzere gerekli komutları vermek için yeterli zamanınız da varsa, bilinçli olarak tepkiyi inhibe edebilir ya da abartılı olarak verebilirsiniz.

İkinci tip bağlantı diğer refleks arklarıyla olanlardır. Bir an için, geri çekme refleksinin elde değil de ayakta meydana geldiğini düşünün. Çıplak ayakla yürüyorsunuz ve sağ ayağınızı bir dikene bastınız.

Ayaktaki ağrı reseptörlerinden çıkan impulslar, duyu nöronları boyunca hızla yukarıya, omuriliğe iletilirler, burada uygun motor nöronları uyarırlar ve aşağıya, bacak kaslarına fleksörleri uyarmak, ekstensörleri inhibe etmek üzere impulslar gönderilir. Aynı zamanda internöronlar omuriliğin karşı tarafında diğer bacakla ilgili bazı devrelere de mesaj gönderirler. Bunun sonucunda üzerine binmesi beklenen fazla yükü karşılamaya yönelik olmak üzere, bu bacakta refleks bir gerilme meydana getirilir. Sağ ayak yerden kaldırılırken, sol bacaktaki gerilme reseptörleri, yük fazlasını daha iyi karşılamak için, kendi devrelerindeki kontrolü ele alırlar. Fakat şimdi yeni bir problem ortaya çıkar – tek bacak üzerinde dengeyi sağlamak. Bilekteki kasları da içeren ek refleks arkları aktive olurlar ve böylece durumu karşılamak üzere bir dizi bağımsız devre işe karışır.

Bunlar olurken, kuşkusuz, internöronlardan bazıları beyine bilgi iletirler. Bilginin bir kısmı beyinin genel bilincimizle ilgili kısımlarına giderek, dikene basan kişinin daha "geniş çerçeveli bir uyanıklılık" ve dikkat durumunda olmasını sağlar ki, buna, duyarlılaştırma işle:ni denir. Diğer bazı mesajlar da, beynin bilinçli motor kontrolünü koordine eden bölgesi olan serebelluma gönderilir. Eğer refleks arkları duruma uygun değilse ya da başka bir davranış gösterilmek üzereyse, serebellum, kaslara giden komutları işleyip gerekli tepkilerin verilmesini sağlar.

Refleks devreleri çeşitli basit tepkileri kontrol ve koordine edebilir ve bazı davranışların otomatik ince ayarını yapabilir. Bu davranışlardan biri olan yürümede, hareketler, vücut ağırlığı ritmik olarak yer değiştirdikçe sürekli olarak ayarlanmalıdır. Birçok hayvanda, daha karmaşık davranış biçimleri farklı yollardan köken alır.

OTONOM SİNİR SİSTEMİ

Omurgalıların merkezi sinir sistemi iki çeşit sinir yolu için koordine edici sistem olarak işlev görür: somatik ve otonom. ***Somatik*** yollara örnek refleks arkları ve daha sonra inceleyeceğimiz çok daha karmaşık davranış devreleri olup, bunlar, iskelet kasına sinir verirler ve büyük ölçüde merkezi sinir sistemi dışında yer alan duyu ve motor nöronları içerirler. Bunlar, potansiyel olarak, bazı bilinçli davranış kontrollerini ya da en azından davranışın meydana geldiğinden haberdar olmayı sağlarlar. Bunun tam tersine, ***otonom yollar***, temelde istem dışı iç reflekslerdir. İradenin kontrolü altında değildirler ve genellikle gördükleri işlevlerden bizim haberimiz olmaz. Kalbi, bazı bezleri ve sindirim kanalındaki, solunum, boşaltım, üreme sistemleri ile, kan damarlarının duvarlarındaki düz kasları donatırlar. Otonom yollar, büyük ölçüde hipotalamus tarafından kontrol edilir. Hatırlayacağınız gibi, hipotalamus aynı zamanda beynin, hipofizin endokrin işlevini düzenleyen bölgesidir. Otonom sinir sistemi, bir yerine iki motor nöron taşımalarıyla, somatik yollardan yapısal olarak farklılık gösterir. Bilgi işleme, somatik sistemde büyük ölçüde merkezi sinir sisteminde yer alırken, otonom sistemde merkezi sinir sisteminin dışındaki gangliyonlarda meydana gelir.

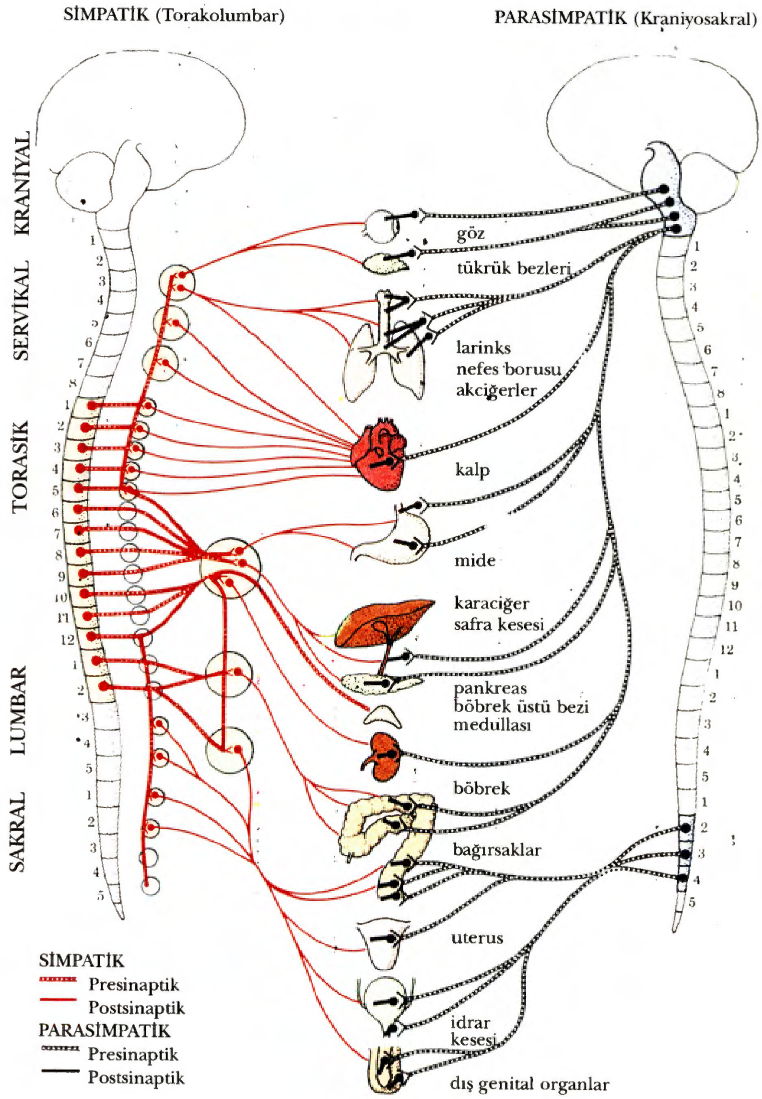
Otonom sinir sistemi (OSS) birbirinden yapısal ve işlevsel olarak farklı olan iki kısımdan, simpatik ve parasimpatik sistemlerden (Şekil 35.35) oluşur. ***Simpatik sistemde*** birinci motor nöronların gövdesi omiriliğin torasik ve lumbar kısımlarında yer alır. Bu nöronların ak-

35.35 Otonom sinir sistemi
12 kraniyal ve 31 spinal sinirden dört kraniyal sinir (sağ üstte, beyinden çıktıkları gri alan) ve spinal sinirlerinin yaklaşık yarısı (omurilikten çıktıkları segmentler renkli ve gri olarak belirtilmiştir) otonom sinir sistemine, iç organlara giden nöronlar verirler.

OSS- simpatik ve parasimpatik sistem olmak üzere iki kısma bölünür. Her iki sistemde de genellikle iki motor (efferent) nöron bulunur. Bunlardan birinci (presinaptik) nöron, merkezi sinir sisteminden çıkar ve ikinci (postsinaptik) nöronla sinaps yapar. Bu da hedef organa sinir verir.

Simpatik sistemin presinaptik nöronları, omuriliğin torasik ve üst lumbar kısımlarından çıkarlar ya da omuriliğinin yakınında uzanan bir dizi küçük gangliyonlarda (daireler) ya da karın boşluğunda bulunan daha büyük gangliyonlarda postsinaptik nöronlarla sinaps yaparlar. Gangliyonlardan çıkan post sinaptik nöronlar da hedef organa giderler. Parasimpatik sistemin presinaptik nöronları, beynin medulla bölgesinden ve omuriliğin sakral kısımlarından çıkarlar. Bunlar, hedef organa kadar uzanan çok uzun nöronlardır ve hedef organlarda kısa postsinaptik nöronlarla sinaps yaparlar.

İç organların çoğunluğu; fakat hepsi değil, hem simpatik hem de parasimpatik sistem tarafından sinirle donatılırlar.



sonları, omuriliğin ventralinden çıkarlar ve omuriliğin yakınında uzanan gangliyonlara giderler. Buralarda, gövdesi gangliyon içinde bulunan ikinci motor nöronlarla sinaps yaparlar. Birinci ve ikinci nöronlar arasındaki sinaps, hedef organdan uzakta bulunan gangliyonlar içinde olduğundan, ikinci motor nöronun aksonu genellikle oldukça uzundur.

İki temel yapısal farklılık, ***parasimpatik sistemi***, simpatik sistemden ayırır. Birincisi, parasimpatik sistemde ilk motor nöronların hücre gövdesi, beyinde ve omuriliğin sakral bölgesinde yer alır. İkinci olarak parasimpatik sistemde birinci ve ikinci motor nöronlar arasındaki sinapslar, hedef organın hemen yakınında, hatta bunların duvarı içinde bulunur. Bunun soucu olarak, ikinci motor nöronların aksonları nispeten kısadır.

İç organların çoğu hem simpatik hem de parasimpatik sinirler alırlar ve bunlar büyük ölçüde birbirlerinin zıddı işlev görürler. İkisi birlikte aktif ve pasif davranış diyebileceğimiz tepkiler arasındaki dengeyi hassas biçimde ayarlarlar. Bir yanda simpatik sistem bir hayvanı bir kriz durumda acil tepkiler için hazırlar. Acilen gerekli olmayan sindirim gibi, oksijen harcayan işleri durdurur ve organizmayı kendini korumak ya da kaçmak için hazırlar. Diğer yanda, parasimpatik sistem, kriz sona erdikten sonra herşeyi eski haline getirir ve önemli; fakat hemen gerekli olmayan daha önce durdurulmuş işlemleri tekrar başlatır ve sistemi bu heyecan yaratıcı kimyasallardan temizler. Kuşkusuz, normalde hayvanlar simpatik sistemin yol açtığı yüksek düzeyde aktif, acil davranış durumu ile parasimpatik sistemin yarattığı pasif, vejetatif davranış arasında yaşamını sürdürürler. Genelde, simpatik sistem adrenal medulla hormonlarıyla aynı etkileri, döğüş ya da kaç tepkileri yaratır; fakat bunu çok daha hızlı yapar. Bu çok daha hızlı etki göz önüne alındığında, sinirsel mekanizmanın hayvanı acil durumlara hazırlama açısından, endokrin sistemden çok daha önemli olduğu kabul edilir. Simpatik sinir sistemi ile adrenal medula hormonlarının benzer etkiler yaratmalarının nedeni açıktır: sinir – kas kavşaklarında salgılanan transmitter hem somatik hem de parasimpatik yollarda asetilkolinken, simpatik uçlardaki transmitter noradrenalindir (ya da nadiren adrenalin). Hedef organlardaki etkiler aynıdır; çünkü simpatik sistemin transmitterleri ile adrenal medulla hormonları aynıdır.

Adrenal medullanın simpatik sistemle aynı maddeleri salgılamasının nedeni, bunlar arasındaki hayranlık uyandırıcı işlevsel ve evrimsel ilişkide yatar. Daha önce gördüğümüz gibi, otonom yollar normalde iki motor nöron içerir. Bunun sadece bir istisnası vardır: adrenal medullaya giden simpatik yolda sadece bir motor nöron bulunur (Şekil 35.35). Görünen odur ki, adrenal medulla embriyoda sinir dokusundan kaynaklanmaktadır. Gerçekten de bu yapı, bu simpatik yolda yüksek düzeyde modifiye olmuş ikinci motor nöronlar topluluğudur. Ne var ki bunlar, impuls iletimi yerine, nörosekresyon için özelleşmişlerdir. Diğer bir ifadeyle, evrim, bir zamanlar temelde simpatik sinir sisteminin bu motor nöronlarını, bu sistemdeki hemen tüm ikinci motor nöronların salgıladıklarıyla aynı maddeleri salgılayan, bir endokrin beze dönüştürmüştür.

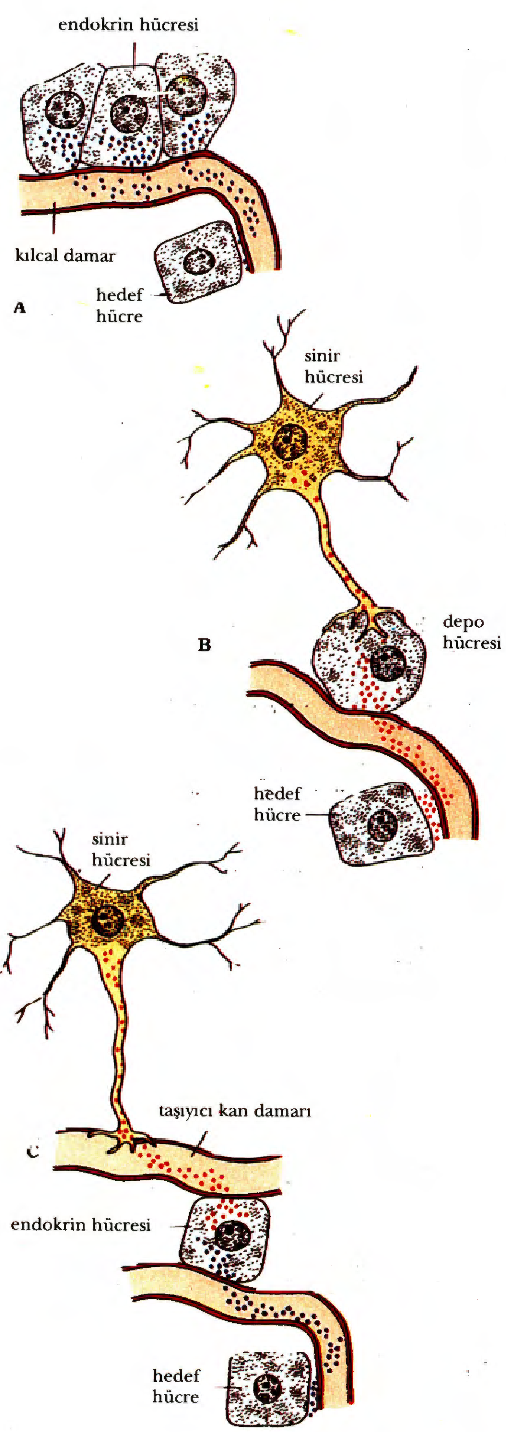
İşte size sinir sistemiyle endokrin sistem arasındaki yakın etkileşime ve bunların etki mekanizmalarındaki benzerliğe bir başka örnek (Şekil 35.36): Hipotalamus ile hipofiz bezi arasındaki etkileşimde ve böcek beyninin protorasik bezin işlevini düzenleyen bir hormon salgılamasında görülen nörosekresyon aktivitesi, olağandışı ya da izole bir kavram değildir. Nörosekresyon, sinir faaliyeti için temeldir. Sinir yollarındaki boşluklarda impuls iletimi buna bağımlıdır. Büyük bir olasılıkla, doğal seçilim, endokrin sistemin yüksek hızlı ayarlayıcısı

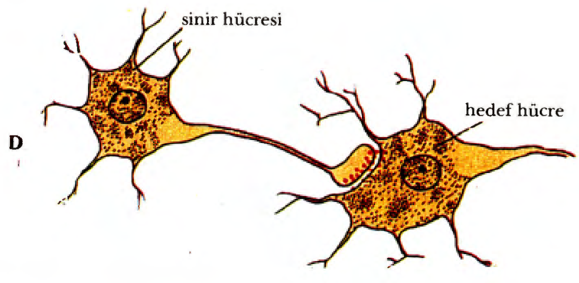
gibi iş gören bir sinir sistemi lehine etki göstermiştir. Bu, sinir dokusunun neden birçok endokrin işlevi olduğunu ve sinir dokusunca salgılanan birçok kimyasalın neden temelde hormon olduğunu açıklayabilir.

Kalp atışının otonomik kontrolü Kalp hızının sinirsel kontrolü, otonomik kontrole güzel bir örnek oluşturur. Burada efektör – bu durum için kalp kası– bilinçli kontrol altında değildir (her ne kadar, bilinçli olarak, kendimizi isteyerek heyecanlı bir duruma sokup yine isteyerek dinlenme durumuna geçip kalp hızını bilinçli olarak ve dolaylı yoldan değiştirebilirsek de).

Bölüm 30'da gördüğümüz gibi, kalbin atması için sinir impulsları gerekli değildir; çünkü atımlar, doğrudan kalbin duvarı içindeki S–A düğümünde başlatılırlar. Fakat S–A düğümünün ritmi, buraya gelen iki tip sinir tarafından değiştirilebilir. Bunlardan simpatik sinirler S–A düğümünü uyarırken parasimpatik sinir bunu inhibe eder. Kalbe gelen simpatik sinirler, omuriliğin torasik bölgesinde merkezi sinir sisteminden çıkarlarsa da, bunların taşıdığı impulsların kaynağı, beynin medulla bölgesindeki kalp – hızlandırıcı merkezdir. Benzer biçimde, parasimpatik sinirlerin taşıdığı impulslar, medulladaki kalp– yavaşlatıcı merkezden çıkar.

Eğer kan basıncı yüksekse, boyundaki karotit atardamarlarında ve aortun yay yaptığı yerde (ve daha az miktarda diğer arterlerde) bulunan basınç reseptörleri uyarılırlar. Bunlardan medullaya giden impulslar, kalp hızlandırıcı merkezden çıkan simpatik yolları inhibe ederlerken, aynı zamanda kalp yavaşlatıcı merkezden çıkan parasimpatik yollar aktive edilir. Sonuçta kalp atım hızı yavaşlatılır. Kan basıncı düşünce de basınç reseptörleri daha az uyarılır ve bunun sonucunda bunların medullaya gönderdikleri impulslar da azalır. İnhibis-





35.36 Dört kimyasal kontrol mekanizmasının karşılaştırılması
(A) Tipik bir endokrin hücresi, hormonunu doğrudan kana salgılar ve hormon kan tarafından hedef hücrelere taşınır. (B) Hipotalamustaki sinir hücreleri tarafından salgılanan bazı hormonlar, arka hipofiz hücrelerinde depo edilir ve daha sonra kana salgılanır. (C) Hipotalamustaki sinir hücrelerinden salgılanan salgılatıcı hormonlar, özel bir taşıma sisteminde kan tarafından taşınarak ön hipofiz hücrelerine getirilirler. Bunlar da, kendi hormonlarını genel dolaşıma salgılayarak tepki gösterirler. (D) Daha tipik bir sinir hücresi, transmitter maddesini doğrudan hedef hücrenin üzerine salgılar; burada kan yoluyla taşıma yoktur.

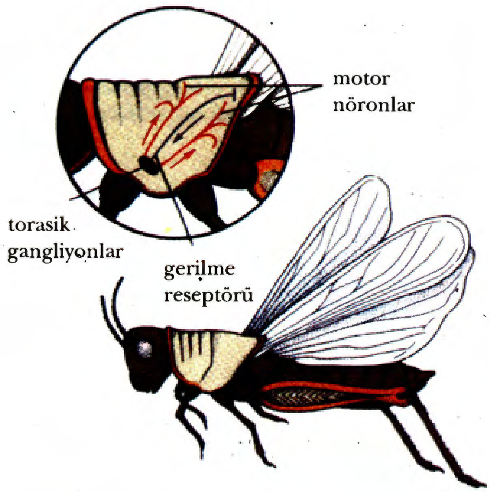
yondan kurtulan simpatik yollar, kalp– hızlandırıcı merkezden S–A düğüme daha çok impuls taşamaya başlarken, parasimpatiklerin impuls taşıması azalır. İmpuls çıkartma hızının otomatik olarak değiştirildiği bu sistem, karotit atardamardaki ve aorttaki kemoreseptörlerden gelen impulsların hızlandırıcı merkezi uyarmaları yoluyla da aktive edilebilir. Bu kemoreseptörler, kandaki O_2 azalması ve CO_2 artması sonucunda uyarılırlar. İmpuls aktarma hızı, sağ atriyum duvarında yer alan reseptörlerden gelen impulsların hızlandırıcı merkezi uyarması sonucunda da artırılır. Bu reseptörler, atriyum kanla dolunca impuls çıkartmaya başlarlar. Sonuç, kalbin atım hızının artmasıdır. (Bölüm 33'te gördüğümüz gibi, bir çift hormon, kan basıncındaki değişimlere cevap olarak kalbin kasılma gücünün ayarlanmasında rol oynar.)

Böylece kalbin atım hızı kısmen medulladaki hızlandırıcı ve yavaşlatıcı merkezlerin nisbi aktivitesine bağımlıdır. Bu merkezlerin aktivitesi de kısmen arterlerdeki gerilme reseptörlerinden ve kemoreseptörlerden aldıkları uyarımlara bağımlıdır. Bu durumda, bu otonom refleks devreleri, kalbin hızını, bir negatif geri bildirim döngüsüyle hassas olarak ayarlamaktadırlar. Medulladaki iki merkez, beynin diğer kısımlarından gelen sinyallerden de ciddi olarak etkilenir. Örneğin, bir insan, aniden korkutucu bir şey gördüğünde kalp atışları hızlanır. Bu cevabı yaratan beyindeki bazı işlem merkezlerinin medullaya gönderdikleri impulslardır. Biri vücut sistemlerinin dengesini geri bildirim yoluyla koruyan, diğeri hayati tehlike yaratan koşullarda kontrolü ele alan bir acil durum sistemi olan bu iki kontrol çeşidi ilginç bir parasimpatik/ simpatik sistem analoğudur. Bu bize, aynı zamanda daha önce gördüğümüz iki tip reflkesi hatırlatır. Bunlardan biri dengeyi koruyan diz kapağı refleksi, diğeri acil durumları karşılayan geri çekme refleksidir.

DAHA KARMAŞIK DAVRANIŞLARIN SİNİRSEL KONTROLÜ

Yakın zamana kadar bilimadamlarının çoğu, karmaşık davranışların –çeşitli duyuları entegre eden davranışlar ve çeşitli kasların sırasıyla koordineli bir şekilde hareket ettirilmesiyle ortaya çıkan davranışlar– birbiriyle etkileşen refleks arkları aracılığıyla olduğunu zannederlerdi. Her refleks arkının tek bir duyu aldığı ve tek bir kası (ya da eli geri çekme refleksinde olduğu gibi bir çift antagonistik kası) kontrol ettiği varsayılırdı. Öğrenilmiş davranışın örneğin sıçanların bir labirentte yol bulması- böyle refleks devrelerinin zincirleme bağlanması sonucunda olduğu sanılırdı. Bu kabul edilebilir davranış organizasyonu modeli, bu yüzyılın büyük kısmında bilimadamlarında egemendi.

Böcek uçuşu Karmaşık davranışın refleksler zincirinden oluştuğu fikri, 1960'larda Stanford Üniversitesinden Donald Wilson'un araştırmasıyla çürütüldü. Wilson, çekirgenin uçmasını sağlayan devreler üzerinde çalışıyordu. Bu, refleks zincirleri olarak kabul edilebilecek iyi bir adaydı. Zira bir grup uçma kası, kanatları kaldıracak; bir süre sonra diğer bir gruptaki gerilme reseptörleri uyarılarak kanatları aşağı indirecek kasılmaları başlatacaktı. Kanatlar aşağı inince, yukarı kaldıran kas grubundaki gerilme reseptörleri, artan gerilme ile uyarılacaklar ve bir süre sonra "kaldırma refleksini harekete geçirecek-



35.37 Çekirgede uçma devresi
Uçma kaslarının motor nöronları torasik gangliyonlarda bulunur ve bu kaslardaki gerilme reseptörleri, kasın pozisyonuyla ilgili impulsları yine bu gangliyonlara gönderirler. Dış etkilerle uçma başlatıldığı zaman (örneğin, sıçradıktan sonra yerdeki besinle temasın kaybolması sonucanda) torasik gangliyonlarda tüm uçma kaslarına komut gönderen bir devre (kırmızı) aktive edilir. Gerilme reseptörlerinden (mavi) gelen bilgiler uçma davranışının ince ayarlarını yapılmasında kullanılır.

ti". Bundan sonra kanatlar yukarı kaldırılacak ve bu defa aşağı indirici kas grubundaki reseptörler uyarılıp "indirme refleksini" başlatacaklar ve bu böylece sonsuza kadar devam edecekti.

Wilson, devreyi izleyerek gerekli gerilme reseptörlerini keşfetti ve reseptörlerden torasik gangliyonlara giden sinirleri kesti. Wilson, başlatıcı elemanların devreden uzaklaştırılmasıyla davranışın ortadan kalkacağını umuyordu. Fakat çekirge neredeyse normal uçuşunu sürdürerek O'nu şaşırttı. Yine de operasyonun bir etkisi olmuştu. Kanat çırpma hızı hafifçe düşmüş ve koordinasyon bir dereceye kadar bozulmuştu. Fakat buna karşın davranış sürmekteydi. İzleyen araştırmalar, çekirgenin, gerilme reseptörleri olmaksızın da uçma yeteneğini sürdürmesinden bir başka devrenin sorumlu olduğun ortaya koydu. Bu, torasik gangliyonlarda bulunan ***bir motor program*** ve gerilme reseptörlerinden gelen herhangi bir dış uyarıya gerek olmadan, uçmak için gerekli komutları üreten bir devreydi (Şekil 35 37). Kuşkusuz normalde bu ayarlanmaktaydı.

Wilson'un keşfinden bu yana, omurgalılarda ve omurgasızlarda ayrıntılı bir biçimde incelenen birçok karmaşık, ritmik ya da sıralı davranışın, özelleşmiş bazı bağımsız devreler tarafından gerçekleştirildiği bulundu. Bu devreler, kas hareketlerini doğru sırada ve doğru zamanlamayla düzenlerler. Refleks zincirleri üzerine kurulu hiçbir karmaşık davranış bilinmemektedir. Motor programlar tarafından kontrol edilen davranışlar listesinde beslenme, yürüme, yüzme, kaşınma, ses çıkartma, yuva yapma, hücum etme, kur yapma ve çiftleşme davranışları yer alır. Davranışın organizasyonunun altında yatan mekanizmaları Bölüm 38'de inceleyeceğiz.

***Aplysia*'da beslenme** Araştırma teknikleri geliştikçe dikkatler, karmaşık davanışlardan sorumlu devrelerin hücre hücre nörofizyolojik haritalanması üzerinde yoğunlaştı. Günümüzde iyi anlaşılmış motor program ağlarının çoğu yer değiştirme hareketinde gördüğümüz gibi ritmik ve tekrarlanan hareketleri içerir. Pratik gereksinimden dolayı araştırmalar, düzgün bir biçimde dakikalar hatta saatler boyu süren tipte davranışlar üzerinde odaklanmışır. Böylece bilimadamları, aynı devredeki iki hücreyi bulmak, bunlar arasındaki bağlantının doğasını tespit etmek, aktivitelerini aynı anda kaydetmek ve nihayet bunları işaretlemek (genellikle boya enjeksiyonuyla) için yeterli zamanı bulabilirler. Doğal olarak, devrede ne kadar çok hücre varsa ve bunlar arasındaki ilişki ne kadar ayrıntılıysa, devrenin haritasını çıkartmak ve onu anlamak o kadar zaman alacaktır.

Neredeyse tamamen haritalanmış bir davranış yoluna güzel bir örnek *Aplysia*'daki beslenmeyi kontrol eden devredir. Bu devre, bilgi akışındaki dört adımı- farketme, iletme, işleme ve cevap- nispeten karmaşık bir davranış bağlamında tanımlar. Yosunlar üzerinde beslenen *Aplysia*'nın kafasında, potansiyel besini tespit eden kemosensitif dokunaçlar bulunur. Bu reseptörlerden gelen impulslar analiz için *Aplysia*'nın beynine iletilirler. Eğer koku işleme ağı, hayvanın uygun bir besine temas ettiğine karar verirse (yumuşakçalar besinin kokusunu öğrenebilirler), beslenme davranışını kontrol eden internöronlara sinyaller gönderir. Fakat bu internöronlar, beynin diğer kısımlarından, beslenmeyi önleyici sinyaller de alırlar. Örneğin, kaçma, beslenmenin önüne geçer ve böylece, hayvan, bir tehlike sezerse beslenme gibi düşük öncelikli aktiviteler durdurulur.

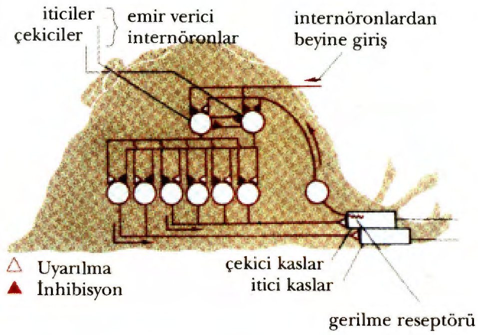
Beslenme sürdürüleceği zaman, bir motor program aktive edilir (Şekil 35.38). Birçok omurgasız davranışında görüldüğü gibi, merkezi sinir sistemi sadece bir gangliyondaki uygun bir devreyi inhibe etmeyi durdurur. Beslenme, 22 kas, altı motor nöron tarafından kontrol edilir. Bu motor nöronlar da protraktor ve retraktör olmak üzere, "komut veren" internöronların iki antagonistik grubu tarafından koordine edilir. Protraktor ve retraktor kaslar, sırasıyla ekstensör ve fileksör kaslara analogtur. Protraktor internöronlar her üç ya da dört saniyede kendiliklerinden ritmik impulslar çıkartırlar. Bu hücrelerden çıkan sinyaller ağzı açan ve "dişleri" besini ısıracak pozisyona getirmek için aşağı indiren kasları belli bir sırada aktive ederler. Bu hücreler aynı zamanda retraktor motor nöronları ve bunların komut internöronlarını inhibe ederler.

Protraktor internöronların ritmik döngüsü bunları sesiz faza getirince retraktor internöronları inhibe etmeyi durdururlar. İnhibisyon olmadığı zaman sürekli olarak impuls çıkartan bu hücreler, bu aşamada retraktor motor nöronları aktive edip protraktor kasları kontrol edenleri inhibe ederler. Böylece kasların kasılma sırasını, ısırmak ve ağızı kapatmak yönünde değiştirirler.

Alpysia'nın beslenme devresi, tipik bir motor programının üç temel özelliğini sergiler. Bunlar (1) Program, çeşitli kasların hareketini koordine eden bağımsız bir devre tarafından çalıştırılır. (2) Bağımsız olmakla birlikte duyu geri bildiriminden faydalanarak davranışın otomatik olarak ince ayarını yapar. Bu örnekte uygun olduğunda ağzı açma fazını uzatıp güçlendirir. (3) Beynin doğrudan merkezi kontrolü altındadır. *Aplysia*'da beyin, kimyasal duyarlılığı olan hücrelerden ve "açlık" reseptörlerinden gelen bilgiyi entege eder ve gerektiğinde bu motor programı aktive eder. Benzer biçimde, diğer davranışlar gerekli olduğunda – örneğin bir avcı denizyıldızından kaçış - beyin beslenme davranışını durdurabilir. Beyin aynı zamanda, davranış hızını da değiştirebilir; gerektiğinde döngü süresini uzatabilir ya da kısaltabilir.

Aplysia'nın protraktorları ve retraktorları gibi iki grup komut hücresini kullanma stratejisine ***resiprokal inhibisyon*** adı verilir. Bu yöntem, görünürde tüm ritmik davranışların organize yolu olarak düşünülür. Motor programlar aynı zamanda, yutma, gülme gibi ritmik olmayan davranışları da gerçekleştirir. Bölüm 38'de göreceğimiz gibi, çok daha karmaşık davranışların düzenlenmesini sağlayan strateji, örneğin bir kuş yuvasının yapılması ya da bir kedinin bir fareye sessizce yaklaşması, onu kovalaması, yakalaması, öldürmesi parçalaması ve yemesi birçok ayrı motor programların kurulmasını ve bunları koordine edecek üst düzey devrelerin oluşmasını gerektirir.

Bir organizmanın davranışlarının, *Alplysia*'dakilere benzer, birbirleriyle etkileşen sinir devreleri grupları tarafından başarıldığının anlaşılması, modern nörofizyolojinin en büyük başarısıdır.



35.38 *Aplysia*'nın beslenme devresi
Aplysia, ağzını protraktor kaslarla açıp, retraktor kaslarla kapatarak beslenir. Protraktor internöronlar protraktor motor nöronları uyarıp aynı anda retraktor motor nöronları inhibe ederler. Retraktor internöronlar da bunun tam aksi aktivite gösterirler. Bu iki grup internöron aktivitelerini sırasıyla çalışarak koordine ederler (metne bakınız). Bu kendi kendine açılıp kapanma düzeni, retraktor kaslardaki gerilme reseptörlerinden gelen sinyallerle değiştirilebilir. Bu kasların üzerindeki yük, olağan dışı fazlaysa (ki bu yosun parçasının normal ısırma işlemi için çok büyük olduğunun işaretidir), gerilme reseptörleri bir sonraki ağız açılma fazının süresinin uzamasına yol açar. Beyindeki internöronlardan gelen sinyaller devrenin gerekmedikçe kapalı kalmasını sağlarlar.

ÇALIŞMA SORULARI

1. Sinir impulsları genellikle, aksonlar boyunca ilerleyen sivri zirveler şeklinde gösterilir. Eğer iletim hızı 30–90 m/sn, aksiyon potansiyeli süresi 2 msn ve aksonların uzunluğu 1 mm ile 1 m arasındaysa, zirve ne biçimde olacaktır? (Sayfa 1004)

2. Organizmalardaki devrelerin çoğu, bir uyarımın başlangıcını kaydetmek üzere tasarlanmıştır. Böylece bağlantılar, ilk impuls dışında diğerlerinin hepsini baskılamak üzere kurulur. Böyle bir devre tasarlayın.
3. Böbrekler ya da bunları düzenleyen hormonal sistemler çalışmamaya başlayınca, vücutta, hücre dışı sıvıdaki Na^{+} derişimi çok yükselir ya da çok düşer. Yüksek ve düşük sodyum derişiminin kısa ve uzun dönemde, nöronlar üzerindeki etkileri neler olabilir? (Sayfa 1005–11)
4. Hassas kontrolün korunması bakımından dendritler üzerindeki EPSP/ IPSP entegrasyonu ile hormonal antagonistik sistemi karşılaştırın (Sayfa 969, 1014–15)
5. Yas tutan kumruların şarkılarının doğal bir motor programı olduğunu kanıtlamak için ne tip davranışsal ve fizyolojik deneyler yararlı olabilir? (Sayfa 1025–27)

BÖLÜM İLE İLGİLİ KAVRAMLAR

- Nöron anatomisi
- Refleksler
  - Bilgi akış yolu
  - Antagonistik kas uyarımının kullanılması
- Sinirsel iletim
  - Zar potansiyelinin doğuşu
  - Bir aksiyon potansiyeli sırasında ve sonrasında iyon hareketleri
  - Kapılı kanalların çalışması
  - Miyelin kılıfın yararları
  - Sodyum– potasyum pompasının rolü ve çalışması
- Sinaptik iletim
  - İşlevsel anatomi
  - Transmitterlerin salgılanması ve etkileri
  - Sinaptik sinyallerin dendritlerde entegrasyonu
  - Doğrudan sinaptik etkileşimler
  - Duyarlılaştırma, alıştırma ve koşullandırma

ÖNERİLEN KAYNAKLAR

ALKON, D.L., 1989. Memory storage and neural systems, Scientific American 260 (1). *On the synaptic chemistry of learning.*

EVARTS, E. V., 1979. Brain mechanisms of movement, Scientific American 241 (3). (Offprint 1443) *How the brain and the muscles interact.*

GOTTLIEB, G. I., 1988. GABAergic neurons, *Scientific American* 258 (2). *On the workings of this major inhibitory system.*

IVERSEN, L. L., 1979. The chemistry of the brain, *Scientific American* 241 (3). (Offprint 1441) *A look at the workings of the roughly 30 different transmitter chemicals in the brain.*

JACOBS, B. L., 1987. How hallucinogenic drugs work, *American Scientist* 75 (4). *On the interaction between drugs and the serotonin receptor.*

KANDEL, E. R., 1979. Small systems of neurons, *Scientific American* 241 (3). (Offprint 1438) *A discussion of the circuits in* Aplysia *that are involved in gill-withdrawal behavior.*

KEYNES, R. D., 1958. The nerve impulse and the squid, *Scientific American* 199 (6). (Offprint 58) *The role of the giant axon of the squid in the development of the modern understanding of impulse conduction.*

KIMELBERG, H. K., and M. D. NORENBERG, 1989. Astrocytes, *Scientific American* 260 (4). *On an important kind of glia.*

LENT, C.M., and M. H. DICKINSON, 1988. The neurobiology of feeding in leeches, *Scientific American* 258 (6).

LESTER, H. A., 1977. The response to acetylcholine, *Scientific American* 236 (2). (Offprint 1352) *How the receptors for acetylcholine are thought to work.*

LLINÁS, R. R., 1982. Calcium in synaptic transmission. *Scientific American* 247 (4). (Offprint 1523)

NEHER, E., AND B. SAKMANN 1992. The patch clamp technique, *Scientific American* 266 (3). *On the use of an isolated patch of membrane to study the operation of single ion channels.*

NICHOLLS, J. G., and D. VAN ESSEN, 1974. The nervous system of the leech, *Scientific American* 230 (1). (Offprint 1287) *Mapping the circuits in a relatively simple animal.*

SHEPHERD, G. M., 1978. Microcircuits in the nervous system, *Scientific American* 238 (2). (Offprint 1380) *A difficult but important article on dendritic interactions and other unconventional circuits.*

SNYDER, S. H., 1977. Opiate receptors and internal opiates, *Scientific American* 237 (3). (Offprint 1354) *How morphine and some morphinelike substances normally synthesized by certain nerve cells exert their effects on the brain.*

SNYDER, S. H., AND D. S. BREDT (1992). Biological roles of nitric oxide. *Scientific American* 266 (6). *On the many roles of this newly discovered transmitter, local chemical mediator, and toxic weapon.*

STEVENS, C. F., 1979. *The neuron, Scientific American* 241 (3). (Offprint 1437) *An excellent description of how nerve cells work.*

Bölüm 36

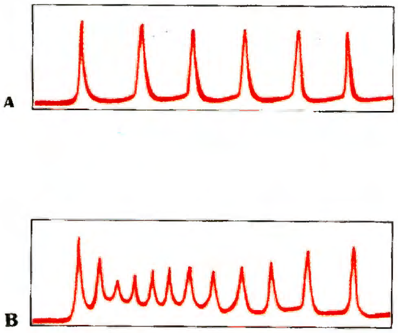
DUYU ALINMASI VE ONU İZLEYEN OLAYLAR



coli gibi basit prokaryotik canlılar bile, hücre zarları ile çevrede bulunan maddeler arasında gerçekleşen bir seri karmaşık kimyasal reaksiyonlar sayesinde ortam hakkında bilgi elde ederler ve bu bilgiyi işleyerek basit yoldan bir tepki meydana getirirler. *Aplysia*'dan insana kadar uzanan hayvan hattında, özelleşmiş almaç (reseptör) hücreler, çevrelerindeki fiziksel değişiklikleri saptayarak bu değişikliklere daha sonra uyumsal yollarla yanıt verebilirler. Bu bölümde, çevredeki kimyasal ve fiziksel değişiklikleri saptamak ve onları ***duyu dönüştürülmesi*** (***sensory transduction***) olayı olarak bilinen sinirsel uyarı şekline dönüştürmek için var olan çeşitli mekanizmaları inceleyeceğiz. Aynı zamanda, sinir sisteminin çevresel uyarılar ile nasıl impuls ürettiğini ve bu olayın bizim duyu olarak bildiğimiz mental tecrübe haline nasıl geldiği konusunda şimdilik neler bilindiğini de inceleyeceğiz. Nihayet, dikkatimizi omurgalı beyninin nasıl organize olduğu ve bu organizasyonun sinirsel olayların gittikçe artan karmaşık bir düzeye evrimleşmesini nasıl yansıttığı sorusuna çevireceğiz.

DUYU ALINMASI

Çevresel değişikler, sinirsel impulsları nasıl meydana getirir Eğer uyarı alışılmadık derecede kuvvetli değilse, -örneğin fiziksel bir darbe, bizim fotoreseptörlerimizde "yıldız görmemize" neden olabilir- çoğu almaç hücresi, bir çeşit uyarıya yanıt verir; fakat herbir hücre sadece tek bir çeşit uyarıya karşı maksimum cevap verdiğinden dolayı, duyu almaçları organizmalar için kullanışlıdır. Duyu özelleşmesinin kapsamı içerisinde basınca, sıcak ve soğuğa, belirli kimyasal mad-



36.1 Gerilme-almaç hücresinin uyarılma şiddeti ile impuls ilişkisi.
(A) sinir-kas mekiği hafif gerilmiş durumda. Böylece, uygulanan uyarı, impuls serilerini (aksiyon potansiyelleri) harekete geçiren jeneratör potansiyelini (burada, alttaki çizgide yukarı doğru bir değişme olarak gösterilmiştir) meydana getirir. (B) Aynı sinir-kas mekiği biraz daha fazla gerilmiş durumda. Jeneratör potansiyeli (bazal çizgi) biraz daha yükselmiş ve impulsların frekansı artmış. Yani, impuls frekansı jeneratör potansiyeli şiddetinin bir fonksiyonudur, ve jeneratör potansiyeli de uyarıların kuvvetinin bir fonksiyonudur.

delerin yoğunluğuna, titreşimlere, ışığa, elektrik ve magnetik alana ve diğerlerine karşı olan özelleşmeler yer alır. Fakat özelleşmelerine bakmaksızın, almaçların her tipi, uyarıyı, zar polarizasyonundaki bir değişikliğe, yani sinir sisteminin "ortak diline" dönüştürür.

Çevresel değişiklikler almaç hücrelerinin depolarize ya da hiperpolarize olmasına nasıl neden olur? Tahmin edebileceğiniz gibi, çoğu duyu hücresinde uyarılar, geçitli kanallarını açar ya da kapatır. Örneğin, görme pigmentleri tarafından ışık absorblandığı zaman, aktif hale gelen pigment zardaki sodyum kanallarını kapatır; böylece duyu hücresi hiperpolarize olur. Gerilme-almaç hücrelerindeki sodyum kanallarının ise gerilme nedeniyle zarın fiziksel olarak bükülmesi sonucunda açık kaldığı (ve bunun içinde zarı depolarize ettiği) sanılmaktadır.

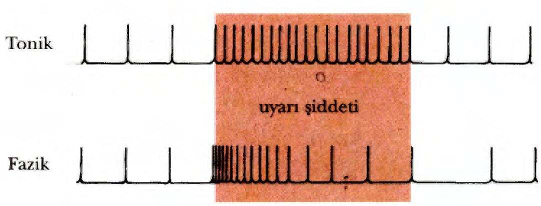
Burun ve dilin duyu hücrelerinin zarlarındaki almaç proteinleri, uygun kimyasal substratlar onlara bağlandığı zaman Na^+ kanallarını açarlar. Örneğin, yeterli miktarda şeker molekülü şekere duyarlı hücre üzerindeki almaç proteinlerine bağlandığında, o kadar fazla sodyum kanalı açılır ki duyu hücresi eşik değeri geçerek depolarize olur. Almaç proteinine sahip komşu bir hücre, kinin gibi acı bir kimyasal madde için yanıt vermeyecektir; çünkü onun iyon kanalları etkilenmez. Bununla birlikte, yeterli miktarda kinin varlığında, yeterli miktarda kanal açılarak onun eşik değeri geçip depolarize olmasına neden olacaktır. Acı ve tatlı hissi, böylece eş anlamda belirmektedir -Na^+ kanallarının açılması, ardından depolarizasyon olayı ve onun ardından da aksiyon potansiyelinin ortaya çıkması. Duyular birbirinden ayırt edilir; çünkü duyu hücrelerinin farklı türleri, beyindeki farklı hedef bölgeyle bağlantılıdır. Özgül duyular, gelen uyarıların beyin tarafından yorumlanmasından doğmaktadır. Bir hayvanın duyuları, onun duyu almaçlarının ve onlarla birlikte uyarılan sinir hücrelerinin özellikleriyle sınırlanır ve biçimlenir.

Almaçların verdiği yanıtların çeşitleri Plazma zarında yer alan iyon kanalları, bir yönden ya da diğer yönden gelen özgül çevresel uyarılar sayesinde açılır ya da kapatılırsa birçok duyu hücresinin çalışmaya başladığını gördük. Fakat duyu hücreleri uyarının şiddetini ve (birçok durumda olduğu gibi) geçici olarak şeklini nasıl kodluyor? Belki de bunun en basit ve en kolay anlaşılan örneği, gerilme almaçlarından elde edilmiştir.

Londra'daki College Üniversitesi'nden Bernard Katz, 1950 yılında, sinir-kas mekiğinin gerilmesinde, almaç hücre zarında bölgesel olarak depolarizasyon meydana geldiğini ispatladı. ***Jeneratör potansiyeli*** olarak bilinen bu depolarizasyon, eşik değere ulaştığı zaman sinir telinde bir aksiyon potansiyeli başlatır (Şekil 36.1). Uyarının şiddetindeki bir artış (bu durumda gerilme artmıştır) jeneratör potansiyelinde oransal olarak bir artışa neden olur. Bu yükselmenin ardından harekete geçmiş impulsların frekansında (sıklığında) artış olur. Böylece almaçtan gelen çıktının frekansı, uyarının şiddetinin doğrudan bir ölçüsüdür.

36.2 Almaçların cevaplarındaki çeşitlilikler
Bir uyarıya karşı, çoğu duyu almaç hücresinin cevabı genellikle tonik ve fazik iki uç değer arasında bir yere düşer. Yüksek derecede tonik almaçlar, uyarıların (renk) kuvvetiyle orantılı olarak sürekli bir hızda impuls çıkarırlar ve uyarı ortadan kaldırıldığında derhal uyarılmadıkları duruma dönerler. Bunun tersine, yüksek derecede fazik almaçlar, uyarı başladıktan sonra bir uyarı sürekli olarak uygulanmaya devam edilse bile almaç derhal bazal hızda impuls çıkarma durumuna döner. Yüksek derecede fazik olan hücreler üzerine uygulanan uyarının kaldırılması, almaç buna uyum sağlayıncaya kadar, almacın impuls çıkarma hızının bazal seviyenin altına düşmesine neden olur.

Tonik hücreler, uyarı şiddetinin nispeten dar bir aralığı içerisinde etkin bir şekilde cevap verdiğinden, uyarının kuvvetini, etkin bir şekilde gösterebilmek için farklı çalışma aralıkları olan bir seri almaca gereksinim duyulur. Fazik hücreler uyarının büyüklüğü hakkında çok az bilgi sağlarlar; oysa, uyarının başlaması ve bitmesi hakkında değerli bilgi sağlarlar.

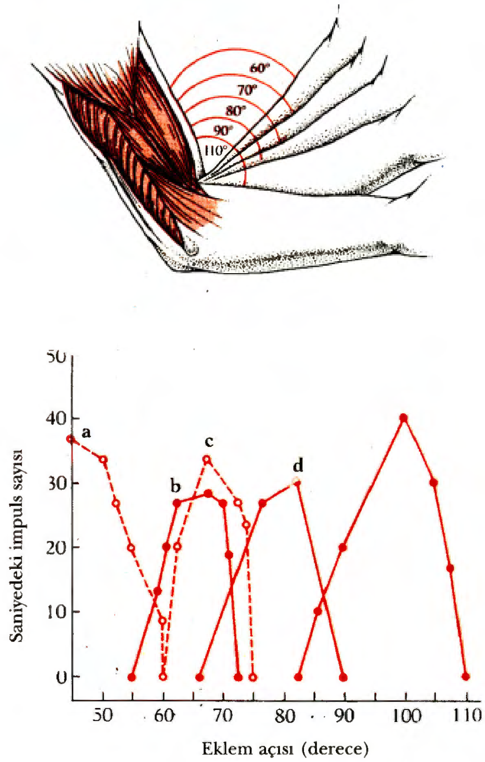


Gerilme-almaç hücreleri davranışları bakımından, birçok duyu hücresinden farklılık gösterirler. Bunlardan birincisi, onlar uyarılmadığı sürece impuls çıkartmazlar; halbuki çoğu duyu hücresi uyarılmadıkları zamanlarda bile düşük belirli bir ***bazal hızda*** impuls çıkarırlar. Ayrıca gerilme-almaçları, uyarının şiddetine oranla az ya da çok belirli bir hızda uyarı çıkartmaya devam eder; oysa çoğu duyu hücresi adaptasyon (uyum) gösterir. Örneğin, derideki basit bir sıcaklık almacı sıcak (ılık) su ile uyarıldığında, yüksek bir hızda uyarı çıkartmaya başlar. Fakat zaman geçtikçe, duyu hücreleri sıcaklığa karşı daha az duyarlı olmaya başlarlar ve uyarı çıkarma hızı düşer. Sonunda bu hız, bazal düzeyin altına düşer ve biz artık suyun sıcak olduğunu hissetmeyiz. Adaptasyon (uyum), geçen bölümde tanımladığımız alışma (habituation) olayından farklı olup bir ara nöron üzerinde ya da içinde oluşmaktan daha çok duyu hücresinde ortaya çıkar ve duyarlı hale getirilmekle (sensitization) ortadan kaldırılmaz.

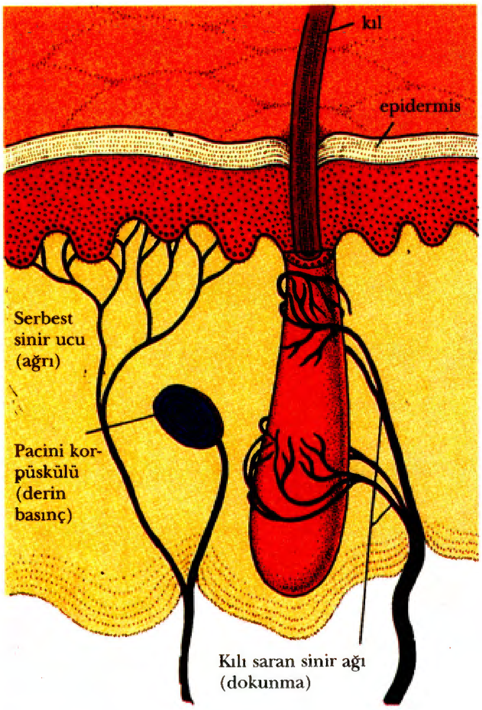
Bu yavaş uyum stratejisi, birçok almaç hücre çeşidi için iyi bir duyu yaratır; çünkü bu durum, almaç hücrelerin mümkün olabildiğince daha geniş uyarı şiddeti skalasında çalışmalarına izin verir. Örneğin, biz en azından 50°C' lik bir alandaki sıcaklık değişikliklerine duyarlıyız. Eğer bir hücre bu değişikliklere karşı, çıkış frekansını diyelim ki saniyede sıfırdan 100 impulsa çıkartarak yanıt verseydi, bizim normal olarak algılayıp yanıt verdiğimiz oldukça küçük sıcaklık değişimlerini bu hücrenin büyük bir doğrulukla kestirme yeteneği çok daha zayıf olacaktı: bu küçük değişiklikler hücrenin impuls çıkış frekansında sadece küçük değişiklikler meydana getirecekti. Oysa, almaç hücre sadece 10°C'lik bir skala üzerinde büyük bir duyarlılıkla yanıt verir; fakat uyum süresince hücrenin duyarlılığı, mevcut sıcaklık üzerinde merkezileşebilir. Onun için, bu hücreler çoğunlukla olduğu gibi, sıcaklıkta farklılıklar küçük olduğu zamanda bile değişiklikleri oldukça büyük bir doğrulukla kaydedebilirler. Almaç hücreler, mevcut sıcaklık skalasındaki küçük değişimlere de uyum sağlayabilirler; fakat herhangi bir ani büyük değişikliğe yeniden adapte olmaları gerekir.

Yavaş uyum gösteren hücreler, yanıt verme bakımından iki ekstrem arasında yer alırlar. Uyum sağlama hızına göre spektrumun bir ucunda yer alan ve hemen uyum sağlayan hücrelere ***fazik (phazic)*** adı verilir. Spektrumun diğer ucunda ise, esas olarak hiçbir zaman uyum sağlamayan ve ***tonik (tonic)*** adı verilen hücreler yer alır (Şekil 36.2). Eklem-almaç hücresi, tonik hücrelere iyi bir örnektir: bu hücre, kastaki yüklenmeyi (almaç üzerine yüklenen gerilme miktarını) uyum sağlamaksızın büyük bir doğrulukla saptar. Elbetteki, bu işteki doğruluk (= kesinlik), bireysel bir duyu elemanının yalnızca dar bir skala sınırları içerisinde işlev görebildiğine işaret etmektedir. Fakat bu sorun, farklı fakat çalışma alanları birbirinin üstüne binen bir seri almaç hücrenin bulunmasıyla giderilir (Şekil 36.3).

Diğer taraftan fazik hücreler, değişikliği saptamaya özelleşmiştirler. Örneğin, omurgasız hayvanların kasları iki çeşit gerilme-almaç hücresine sahiptir: uyum sağlar tipte olmayanlar (non-adaptiv olanlar) hemen hemen omurgalılarda görülen tonik hücrelere eşdeğerdir ve "hızlı" almaç hücresi olan fazik hücre, kastaki yüklemede meydana gelen değişmelere karşı duyarlıdır. Fazik hücre, kastaki gerçek yüklenme *miktarı* çok küçük olsa da kastaki gerilmedeki en ufak değişimlerde impuls üretir ve böylece değişme zamanı hakkında çok önemli bilgi sağlar. Bu tipteki fazik hücreler, omurgalıların sinir sisteminde oldukça yaygındır; fakat çoğu duyu hücresi, tonik ve fazik iki uç değer arasında bir yere düşer.



36.3 Eklem almaçlarının eklem açısını nasıl ölçtüğü Herbir almaç hücre, bir eklem elemanının gerilme derecesini büyük bir doğrulukla ölçer (Bu durumda, üst ve alt kol arasındaki açıyı belirlemeye hizmet eder), fakat herbir hücrenin maksimum impuls çıkarma hızının sınırlı olması, onun ölçümleri yapmış olduğu aralığı sınırlar. Sonuç olarak, duyarlılık sınırları üst üste binen çok sayıdaki farklı almaç hücreler bu olayı başarabilmek için birlikte çalışırlar. Burada, çalışma aralıkları üst üste binen beş hücre, eklem açısını geniş bir aralık içerisinde şifrelemektedir. On derecelik bir aralıkta aktivite değişim tarzının nasıl olduğuna dikkat edin. Örneğin 60°, ***b*** mekiği saniyede 18 impuls çıkararak cevap verirken ***c*** mekiği sessiz kalır; 65° de, ***b***, saniyede 28 ve c saniyede 31 impuls çıkararak cevap verir; 70°, ***b*** saniyede 19 ve ***c*** saniyede 28 impuls çıkararak cevap verir. Nispi impuls çıkarma oranları, her açı için kendisine özgüdür.



36.4 Derinin üç almacı ve bu almaçların aldığı duyular

DERİNİN DUYU ALMAÇLARI

Omurgalıların derisinde birkaç çeşit duyu almacı vardır (bak. Şek. 25.12, s. 712) ve herbiri omurgasızlardakine analog teşkil eder. Omurgalılardaki almaçlar, en azından beş farklı duyu ile ilgilidir: dokunma, basınç, sıcak, soğuk ve ağrı. Derideki almaçların bazıları, özellikle ağrı ile ilgili olanlar, basit olarak, sinirlerin ucundaki miyelinsiz dallardır. Diğerleri, memelilerdeki kılların kaide kısımlarının etrafını saran sinir tellerinin oluşturduğu ağlardır. Özellikle dokunma duyusunun alınmasında önemli olan bu sinir telleri, vücudun büyük bir kısmında bulunan ufak kılların hafifçe hareket ettirilmesiyle uyarılırlar. Diğer deri almaçları, daha karmaşıktır ve özelleşmiş bağ doku hücrelerinden oluşmuş bir kapsül tarafından kuşatılmış sinir uçları içerirler (Şekil 36.4).

İnsan derisindeki, çeşitli almaç tiplerinin nispi yoğunluğu büyük ölçüde farklılık gösterir: ağrı almaçları soğuk algılayan almaçlardan 30 kat daha fazladır, oysa soğuk algılayan almaçlar sıcaklık algılayan almaçlardan yaklaşık 10 kat daha fazladır. Ayrıca hiçbir almaç vücut üzerinde tek düze yayılış göstermez: Örneğin, dokunmayı algılayan almaçlar dudaklarda sırttakinden çok daha yoğun olarak paketlenmişken parmak uçları orta yoğunlukta dokunma almacına sahiptir. Almaçların dağılımındaki farklılıklar, vücut kısımlarının farklı işlevleriyle çok yakından ilişkilidir. Dokunma almaçlarının yoğunluğundaki farklılıkları, bir çift iğneyi yavaşça derinize batırarak araştırabilirsiniz. Her bir denemeden sonra, iğneleri birbirinden birazcık uzağa kaydırarak iki farklı hissin alındığı iki ayrı noktayı saptayabilirsiniz; böylece almaçların, değişik bölgelerde, oldukça fazla ya da oldukça az olarak nasıl paketlenmiş olduğuna karar verebilirsiniz.

PROPRİOSEPTORLAR VE İÇ DUYU (VİSSERAL) ALMAÇLARI

Deride bulunan ve dış ortamdan bilgi alan almaçların aksine, vücutta geniş ölçüde yayılış gösteren diğer bazı almaçlar, esas olarak vücudun kendi durumu hakkında bilgi toplamada işlev görürler. Bu çok önemli bilgi alıcılar arasında kaslarda ve tendonlarda bulunan gerilme almaçları (proprioseptorlar) yer alır (Şekil 36.5). Bu almaçlar, kasların tansiyonundaki değişikliğe karşı duyarlıdır ve vücudun çeşitli kısımlarının hareketi ve pozisyonu için merkezi sinir sistemine impuls göndererek bilgilendirirler. Bu almaçlar diz refleksinin ortaya çıkmasına neden olurlar (bak. Şekil 35.33, s. 1019).

İç duyulardan sorumlu, vücut içerisinde yayılış gösteren diğer almaçlar iç organların içerisinde yer alırlar. Daha öncede değinilen bu almaçlar arasında, karotit atar damarında bulunan ve kandaki CO_2 konsantrasyonundaki yükselmeye ve yüksek kan basıncına karşı duyarlı iki grup almaç yer alır. Bu almaçlar, kalp atışının otomatik olarak kontrolünde önemlidirler. Biz, bu iç organlarda yer alan almaçların işlevini, bilinçli olarak nadiren hissederiz; onların mesajlarına karşı yanıtlarda çoğunlukla otonom sinir sistemi aracılık eder. Gerçi iç almaçların bazıları, açlığın, susuzluğun ve mide bulantısının bilinçli olarak algılanmasında katkıda bulunurlar.

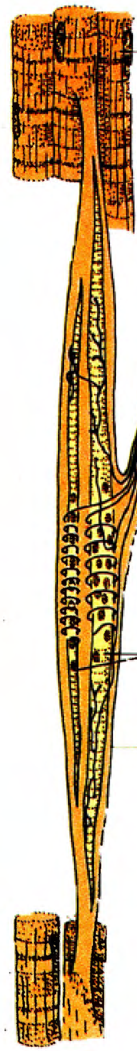
TAT VE KOKUNUN HİSSEDİLMESİ

Tat ve kokunun alınmasından sorumlu almaçlar kemoreseptörlerdir. Bu almaçlar kendilerine zayıf bağlarla bağlanan, belirli tipte çözünmüş kimyasal maddelere duyarlıdırlar. Bu iki duyu, birbirini etkileye-

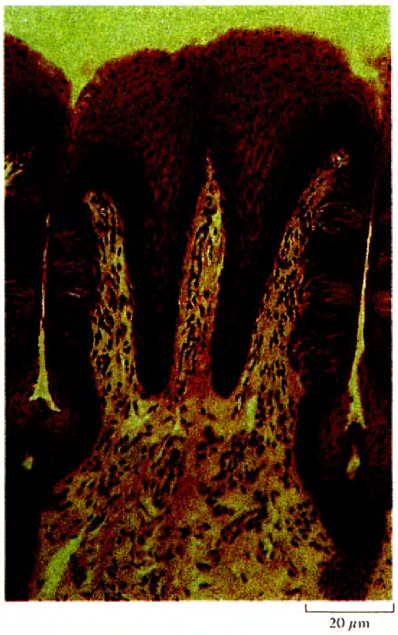
bilir. Onun için biz tat hakkında konuştuğumuz zaman, çoğunlukla, bir madde için tat ve koku almaçları tarafından eş zamanlı olarak üretilen bir hissi (duyuyu) kast ederiz. Sıcak yiyeceklerin soğuk olanlardan daha tatlı olmasının, sıcak olanlarda daha fazla maddenin buharlaşması ve buharlaştıktan sonra bu maddenin ya dışardan burun yoluyla ya da ağızdan yukarıya doğru nasal boşluk yoluyla koku alma almaçlarına ulaşmasıdır. Soğuk algınlığına yakalandığımız zaman yiyecekleri tatsız bulmamızın nedeni, mukusun iltihaplanmış burun boşluğunu örtmesi ve koku alma almaçlarını kapamasıdır.

Tat İnsanda tat almakla görevli almaç hücreler, dilin üst yüzeyinde bulunan ***tat alma tomurcukları*** içerisinde (Şekil 36.6) (ve daha az miktarlarda olmak üzere farinksin ve larinksin yüzeyinde) yer alırlar. Almaç hücrelerinin kendisi sinir değildir; fakat dış uçları üzerinde mikrovilluslar taşıyan özelleşmiş hücrelerdir (Şekil 36.7). Sinir liflerinin uçları, bu almaç hücrelerine oldukça çok yakın uzanırlar ve almaç uyarıldığı zaman, sinir lifinde implus meydana getirir.

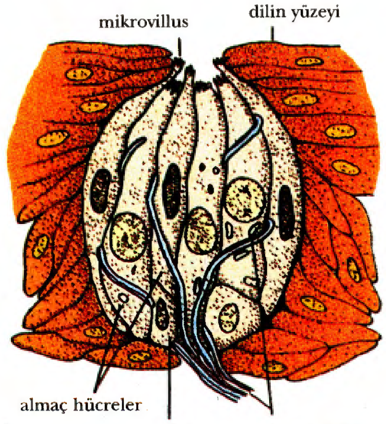
Kişisel deneyimlere göre, araştırıcılar, tatlı, ekşi, tuzlu ve acı olmak üzere dört temel tat duyusunun olduğunu saptamışlardır. Bu duyuların ortaya çıkması için en saf uyarılar, sırasıyla sükroz, H^+, NaCl ve kininden gelir. İnsanda, bu dört temel tat uyarısına maksimum yanıt veren almaçlar, tek düze yayılış göstermez: tatlı ve tuzlu dilin önünde, acı dilin gerisinde, ekşi dilin yanlarında çok daha kolayca hissedilir. Bu dört saf uyarının aksine, çoğu kimyasal maddeler birden daha fazla kategoride yer alan almaçları uyararak duyu yaratır. Bu dört hissin farklı oranlarda harmanlanmasının tatları ayırt etmemiz için bilgi sağladığına inanılmaktadır.



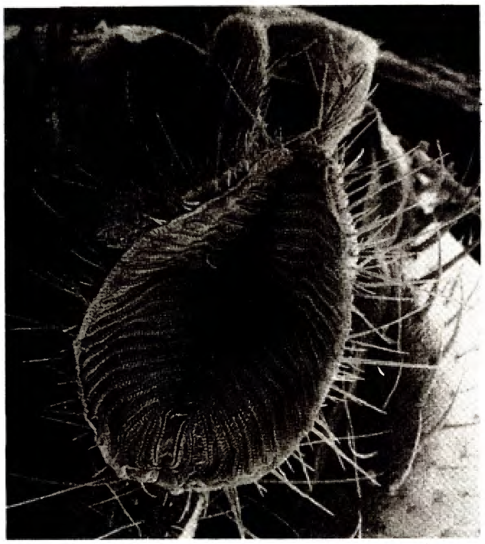
36.5 İskelet kası içerisinde bir gerilme almacı
Duyu sinir liflerinin uçtaki dalları, özelleşmiş birkaç kas lifi ile yakından ilişki kurarak sinir-kas mekiği adı verilen yapıyı oluşturmuştur.



36.6 Memeli dilinin kesitinin fotoğrafı
Tat tomurcukları, derin ve dar çöküntülerin duvarında yer almıştır.



36.7 Bir tat tomurcuğunun yapısı
Herbir tat tomurcuğu, özelleşmiş almaç hücreler içerir. Bu almaç hücrelerin taşıdıkları duyusal mikrovilluslar, dilin yüzeyindeki çukarların içine doğru uzanır. Duyu sinirlerinin (mavi) uçları, almaç hücrelerle yakından ilişki kurmuştur.



A — 0.1 mm.



B — 0.1 mm

36.8 Bir leş sineğinde (*Calliphora vicina*) tat alma almaçları

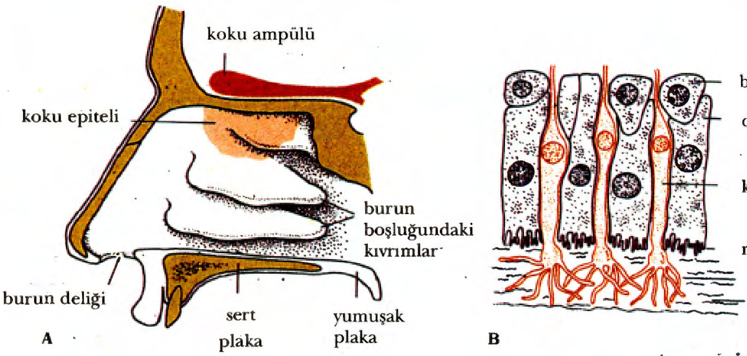
(A) Bir leş sineğinin hortumunun, taramalı elektron fotoğrafında görülen labellumun çevresindeki duyu kıllarının çoğu tat alma almacı içerir. (B) Sineğin ayağının alt kısmındaki iri tırnakların herbirinin yukarısında bir tane olmak üzere yukarı doğru kıvrılmış iki küçük kıl da tat alma almacı içerir. Öne doğru uzanan kılların bazıları büyük bir olasılıkla dokunma almaçlarıdır.

Gerçektende, bir miktar harmanlanmanın olması kaçınılmazdır. Sinir fizyologları böceklerin, ağız parçaları ve ayakları üzerindeki duyu konumda kıllarının yakınında yer alan (Şekil 36.3) ve elverişli olan tat almaçlarındaki aktiviteyi kaydetmeyi başardıklarında, her bir duyu kılı için genellikle dört ya da beş tat-almaç hücresi olduğunu saptadılar. Her bir hücre sadece belirli bir tat sınıfına ayarlıydı (birçok türde bir ya da başka bir sınıf bulunmamasına karşın): bir tuza duyarlı hücre, bir şekere duyarlı hücre, bir ekşiye duyarlı hücre, bir acıya duyarlı hücre ve genellikle bir suya duyarlı hücre. Herbir duyu grubunun, bir ya da daha fazla iyon kanalıyla (örneğin, tuz için Na^+ kanalı) tat tomurcuklarının aktivitesinin kayıtlarında kesin ayırımlar yoktur: Örneğin temel olarak tuzluluğu yanıt veren bir hücre aynı zamanda daha az etkinlikte olsa da tatlıya, acıya ve ekşiye de yanıt verir. Bu şekilde tam ayırımın olmamasının eğer herhangi bir avantajı varsa, henüz bilinmemektedir.

Genellikle duyarlılığın kişilere göre değişme durumu, tat alımındaki büyük bireysel farklılıklarla gösterilmiştir. Örneğin, çoğu birey sakkarini tatlı bulur; fakat önemli azınlığa göre bu yapay tatlandırıcı acı gelmektedir. Bireylerin, şekeri, ekşiyi ve acıyı tolere etmelerinde de büyük farklılıklar vardır: limonlu bonbon şeker; bir bireye çok tatlı gelirken bir diğerine ekşi, üçüncü birisi için ise tam istediği gibi gelebilir. Tat almada böyle farklılıkların olması büyük bir olasılıkla biyolojik bir temele sahiptir; daha kapsamlı olarak, sinir sistemi bizim duyarlılığımızdan sorumlu olduğu gibi uyarıların kendisinden de sorumludur.

Koku Koku duyusunun alınmasından sorumlu almaç hücreleri, bazı böceklerin antenleri üzerinde ve karasal omurgalıların çoğunlukla burunları içerisinde yer alırlar. Örneğin, insanda, koku almaçları, burun boşluğunun üst kısmındaki iki yarıkta yer alır (Şekil 36.9.A). Tat alma almaçlarının aksine, koku alma almaçları gerçek sinir hücreleridir. Bu sinirlerin çoğunun hücre gövdeleri, burnun koku alma alanlarının duvarındaki epitel tabakası içerisine gömülmüş olarak bulunurlar (Şekil 36.9B). Dendritler, hücre gövdelerinden epitel yüzeyine uzanırlar; burada yer alan epitel hücreleri, görünüşte reseptör bölgesi olarak işlev gören, değişikliğe uğramış bir demet sil taşırlar.

Daha karmaşık kokuların kendilerinden türemiş olabileceği bir grup ilkel koku tanımlamak için birçok girişim yapılmıştır; fakat bu konudaki başarı oldukça azdır. Kısmen bu, bizim türümüzün diğer birçok hayvan türüyle karşılaştırıldığında, kokulara karşı oransal olarak duyarsızlığımızın bir sonucu olabilir: iyice alıştırılmış bir insan, yüksek derişimde olsa bile 10.000 kokuyu ayırt edebilir; diğer taraftan köpekler için bu sayı hemen hemen sonsuzdur ve gerekli derişim çok düşüktür. Daha önemli bir sorun, kokusu birbirine oldukça fazla benzerlik gösteren maddelerin, kimyasal olarak benzer olmamalarıdır. İskoçyadan R. W. Moncrieff, enzim-substrat reaksiyonlarında olduğu gibi, transmitter maddelerin almaca bağlanmasında ve antikorun antijene bağlanma konusunda oldukça önemli olan, moleküllerin uzaydaki konfigrasyonlarının kokunun temeli olabileceğini 1949 yılında ileri sürdü. Kokusu çok iyi tanımlanmış 600 organik bileşiğin büyüklüğü ve biçimi incelendikten sonra bu durumun olabilirliğinin yüksek olduğu görüldü. John E. Amoore, Oxford Üniversitesinde 1952 yılında yayınladığı kokunun streokimyasal hipotezi ile, bu varsayımı formüle etti.



36.9 İnsanda koku alma almaçları
(A) Almaç hücreler, burun boşluğunun daha yukarıda yer alan kısmının duvarında yayılış gösteren koku alma epiteli içerisinde yer alırlar; koku alma epiteli açık pembe rengiyle kendisini belli eder. Beynin koku alma ampülü, almaç hücrelerden gelen bilgileri kabul eder. (B) Almaç hücrelerin çoğunun hücre gövdeleri, koku alma epitelinin içinde bulunur ve almaçların duyu silleri, epitelin yüzeyindeki mukus tabakası içerisine uzanır.

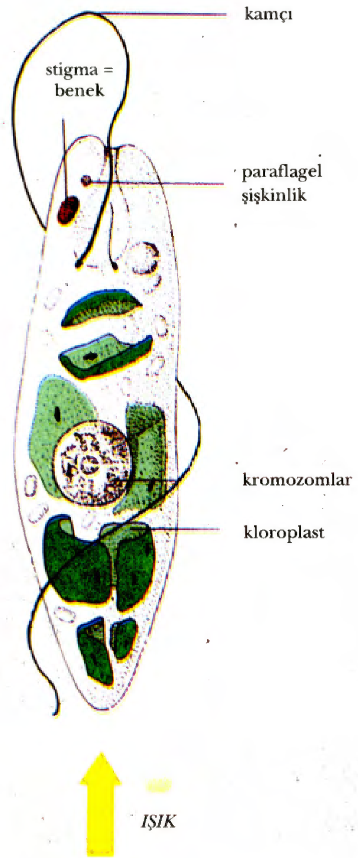
Amoore, yedi esas konunun varlığını öne sürdü: kâfur, misk, çiçek, nane, eter, keskin koku, çürük kokusu. Amoore, bu temel kokuların herbiri için almaçları uyarması gereken maddelerin biçimini ve büyüklüğünü belirledi. Böylece, Amoore'ye göre, kafur kokulu moleküller 0.7 nm. çapında ve hemen hemen küre şeklinde; misk kokulu moleküller 1 nm çapında ve disk şeklinde; çiçek kokulu moleküller uzun ve esnek yan grupların bağlandığı disk şeklinde; eter kokulu moleküller ince ve çubuk şeklinde gibi, olması gerekecekti. Amoore hipotezine göre, almaç hücreleri üzerinde bulunan reseptör bölgelerinin, bu moleküllerin belirli kısımlarına hemen hemen mükemmel bir şekilde uyabilecek bir biçime sahip olması gerekecektir. Tat almada olduğu gibi, bu asıl almaç hücre tiplerinde belirli bir kimyasal madde tarafından yaratılan nispi aktivite, onun sınıfını belirleyecektir.

Amoore, doğru iz üzerinde olmasına karşın, daha çok sayıda almaç tipi olması gerekirdi. Örneğin, insanda, en azında 30 çeşit özgül kokulu alamama (anosmias) durumu vardır ve bunlardan herbiri bir almaç sınıfına karşılık geliyor olması gerekir. Farklı almaçlardan sorumlu iki düzine kadar gen bulunmuştur ve toplam sayının 100-1000 arasında değiştiği tahmin edilmektedir. (Koku almada işlev gören genlerin sayısı ise daha fazla olup insan genlerinin %2'sini oluşturmaktadır). Omurgasız hayvan sınıflarında, fizyolojik kayıtlardan elde edilen bilgilere dayanarak, bu sayının ortalama olarak %35 olduğu tahmin edilmektedir.

Aynı zamanda türe özgü oldukça fazla sayıda koku alma almacı vardır. Birçok hayvan, kendi türü için özel önemi olan birçok düşük konsantrasyondaki kokuyu tanıyabilecek gereçlerle donatılmıştır. Örneğin, birçok hayvan avcısını, kimyasal yoldan algılar: *Aplysia*'nın kaçma yoluyla verdiği yanıt, denizyıldızının türe özgü kokusuyla harekete geçirilir; birçok balık, kendi türünden balıkların yaralanmış derisinden yayılan kokuyu saptadıklarında kaçarlar. Güve kelebeklerinin erkek bireyleri, kendilerinden oldukça uzak mesafelerde yer alan dişi bireylerin kendilerine özgü kokusunu saptayarak onlarla rahatlıkla çiftleşebilirler (Şekil 36.10). Organik kimyacılar, çingene kelebeklerinin erkek bireylerini cezbedip tuzağa düşürmek için feromon adı verilen maddeleri sentezlemeyi başarmışlardır; böylece onların verdikleri yıkıcı zararlarla karşı savaş açmışlardır. Diğer türlerin koku dağarcığı içerisinde, "saldırma", "kaçma", "bir araya gelme" gibi olaylardan sorumlu oldukça ayrıntılı olarak tanımlanmış kimyasal mesajları içine alır. Bu olayların her birinde, koku alma almacı, bilgi almak için havayı (ya da suyu) örnekleyen oldukça özgül bağlanma proteinini kullanır.



36.10 Bir gece kelebeğinin (*Antheraea polpohemus*) ergin erkek bireyinin koku alma almaçlarını taşıyan antenleri
Erkek kelebeğin antenlerinin tarağından çıkarak dikey olarak uzanan binlerce duyu kılı, dişinin yaydığı çok az miktarlardaki feromonlara cevap veren, özelleşmiş hücreler taşırlar. İnsanın koku alma ile ilgili nöronlarını harekete geçirmek için milyonlarca molekül gerekli iken, duyu kılının yüzeyinde bulunan tek bir almaç hücreye feromonun sadece tek bir molekülünün ulaşması, kelebeğin sinir hücresini harekete geçirir.



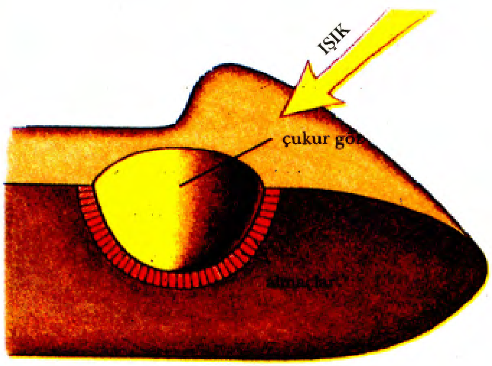
36.11 *Euglena*
Fotosentez yapabilme yeteneğinde olan birhücreli *Euglena*, gündüzleyin ışığa doğru yüzer; diğer zamanlarda ise uzaklaşacak tarzda yüzer. *Euglena*, burada görüldüğü gibi, vücudunu koyu renkli stigmayı, ışığa duyarlı paraflagellar şişkinliğe gölge yapıncaya kadar çevirerek kendisini ışıktan uzaklaşacak şekilde konumlandırır. Işığa doğru yüzmek için, organizma, gölge ortadan kalkıncaya kadar döner. Kamçının yanındaki şişkinlik, kamçı hareketini kontrol etmede gereklidir.

GÖRME DUYUSU

Işığa duyarlı yapılar, çok sayıda bitki ve hayvanda birbirinden bağımsız olarak ortaya çıkmıştır. Elektromagnetik radyasyonun düşük enerjili radyo dalgalarından yüksek-enerjili gamma ışınlarına kadar değişen birçok formu olmasına karşın, sadece orta uzunlukta dalga boyu olanlar hem görme, ve fotosentez için hem fitokromları dönüştürme için yeterli enerjiye, hem de dokulara zarar verecek kadar fazla olmayan enerjiye sahiptir. Bu, birbirinden farklı, çok çeşitli organizmanın çevreleri hakkında bilgi toplamada kullandığı, dalga boylarının nispeten dar bir bandıdır; ve biz elektromagnetik radyasyon spektrumunun bu bölgesini, ışık olarak adlandırırız (bak. Şekil 7.3, S. 191).

Hayvanların ışık almaçları Hemen hemen hayvanların hepsi ışığa karşı yanıt verir. Bazı birhücreli hayvanlar bile, ışık şiddetindeki değişikliklere karşı, çabucak reaksiyon gösterir ve çoğunlukla ya biraz daha aydınlık alana doğru hareket ederler ya da aydınlık alandan uzaklaşırlar. Bu organizmalar, ışığa maruz kalındığında kimyasal olarak değişiklik geçiren bir pigment içeren, özelleşmiş bir bölgeye sahiptirler. Birçok hayvanda yaygın olarak bulunan ışığa duyarlı pigment, bir protein olup üzerine bir karotenoyit molekül bağlanmıştır. Karotenoyitler, hatırlayacağınız gibi, bitkilerdeki sarı ya da turuncu ışığa duyarlı pigmentlerdir. Bu madde yalnız bitkiler tarafından sentezlendiğinden, hayvanlar karotenoyit bileşikleri, diyetlerinde, vitamin (vitamin A) olarak elde etmelidirler.

Birhücreli hayvanlardaki gibi, birçok omurgasız hayvanın ışık almaçları, alışılmış anlamda göz olarak işlev görmez. Bu çok basit almaçların bazıları genel ışık şiddetini algılamaktan başka bir iş yapmaz; onlar, görüntü oluşturmazlar (Şekil 36.11). Planaryada ışık almaçları, ***çukur göz*** adı verilen kase şeklindeki bir organın içinde dizilmişlerdir; göz çukurunun opak kenarı tarafından yaratılan gölge, ışık kaynağının yüksekliğini ve tam yönünü belirler (Şekil 36.12). Bununla birlikte çukur göz, görüntü meydana getirmez. Bu gözler sadece, belirli bir yönden gelen ışığın varlığını ya da yokluğunu kaydeder.



36.12 Planariyanın çukur gözü
Planariyanın çukur gözü, hayvana yön hakkında bilgi sağlar ve organizma çevrede hareket etmede bu bilgiyi kullanabilir; gözde, görüntü oluşmaz. Işık kaynağının yönü, şekilde görüldüğü gibi çukur gözün kenar kısmının organ içerisindeki almaçlar üzerine gölge yapmasıyla saptanır.

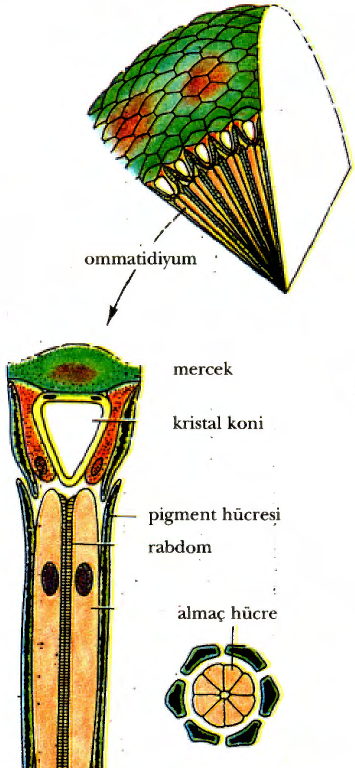


36.13 Atsineğinin bileşik gözü
Herbir göz, çok sayıda ommatidiyumdan oluşmuştur.

Bileşik gözler Böyle basit bir oluşumdan, çoğu hayvana dünyadaki nesnelerin görüntüsünü algılayabilme yeteneği kazandıran, önemli derecede daha karmaşık iki yapı ortaya çıkmıştır. Bunlar, bileşik gözler ve kamera tipi gözlerdir. ***Bileşik gözler,*** temel olarak her biri ***ommatidium*** adı verilen, değişikliğe uğrayarak tüp şeklini almış ve sıralar halinde düzenlenmiş çok küçük göz çukurlarını kullanırlar; ommatidiyumların herbiri birbirinden hafif farklı yönlere yönelmiştir (Şekil 36.13 ve 36.14). Herbir ommatidiyumun kristal konisi ve merceğinden geçen ışık, retikular hücreler olarak bilinen ve bir araya gelerek dizilen 7-9 adet ince uzun almaç hücresinin üzerine odaklanır. ***Rhabdomer*** adı verilen özel bir alan, bu hücrelerin herbirinin tüm uzunluğu boyunca uzanır. Ommatidiyumun merkezi ekseninde yer alan tüm rabdomerler, birleştikleri yerde rhabdomu meydana getirirler. Rhabdomerler, ışığa duyarlı pigmentlerin yayıldığı mikrovillus tabakasına sahiptir. İçerisinden ışık geçecek çok sayıda tabakanın bulunması nedeniyle bileşik gözler, daha sonra inceleyeceğimiz kamera tipi gözlere göre foton absorblama bakımından daha etkindirler.

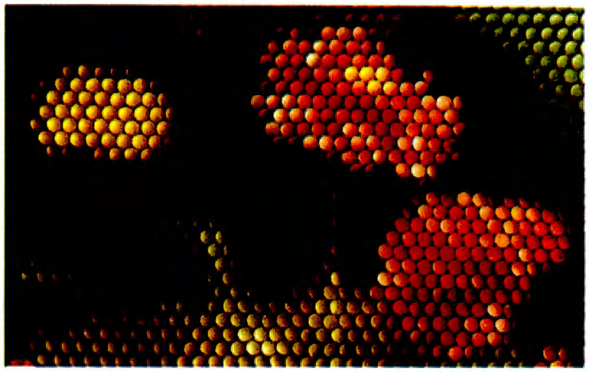
Bileşik gözleri olan birçok türde bireysel rabdomerler, spektrumun belirli kısımlarından gelen ışığı maksimum olarak absorblayan (ve onun için daha duyarlı) pigmentlere sahiptir. Örneğin, balarılarında, herbir ommatidiyumun hücrelerinde üç pigment vardır: iki hücre yeşil ışığı en etkili bir şekilde absorblayan pigmente, iki hücre temel olarak mavi ışığı absorblayan pigmente, üçü ultraviyoleye (UV) en iyi yanıt veren pigmente ve son ikisi ya yeşili (eğer ommatidiyum gözün ventral yarısında ise, burada göz çoğunlukla vejetasyonu görecetir) ya da UV'yi (eğer gözün dorsal yarısında ise, normal olarak göz gökyüzüne bakacaktır) absorblayan pigmente sahiptir. Sırasıyla yeşile, maviye ve UV ışığına ayarlanmış olan bu üç pigmentin farklı duyarlılıkta olmaları, çoğu böcekteki renkli görme olayının temelini oluşturur.

Işığı absorblamada çok etkin olmasının yanısıra bileşik gözler, küçüktür ve hafiftirler; bu durum uçan böcekler için önemlidir. Ayrıca, çoğu bileşik göz eklembacaklılara, bizim gözlerimiz için çok hızlı olan hareketlerin ayrıntısını görme yeteneği kazandırır. Aynı zamanda bileşik gözler kesin bir sınırlamaya sahiptirler: bir böcek beyni tarafından üretilen resim büyük bir olasılıkla evrendeki bir nesnenin, sınırları çizilmiş resminden ziyade taneciklerin oluşturduğu bir mozayiktir ve bizim görüş alanımızdaki nesnelerin netliğinde olmaktan çok uzaktır (Şekil 36.15).



34.14 Tipik bir diurnal (gündüzcül) böceğin bileşik gözünden alınmış ommatidiyumlar.
Üstte: Bileşik gözün kesiti. Altta: Bir ommatidiyumun uzunlamasına ve enine kesiti. Mercek ve kristal koni, gelen ışınları rabdom üzerine fokuslar. Rabdom, yarışeffaf bir silindir olup, sekiz tane almaç hücresinin rabdomerlerindeki bir hayli özelleşmiş mikrovillusları tarafından meydana getirilmiştir; ışığa duyarlı pigmentler, mikrovilluslar içerisinde yer alırlar. Ommatidiyumu çevreleyen pigment hücreleri, bir ommatidiyumdan diğerine ışık geçişini önlemek için koyu renkli pigment içerirler.





36.15 Bileşik gözde görüntü
Bileşik gözler ile hayvanların görsel dünyasının, noktalardan oluşan bir mozaik şeklinde olduğu düşünülür. Burada, yıldız çiçeklerinin insan tarafından görünüşü (solda) ve balarısı tarafından 10 cm. mesafeden görünüşü (sağda) görülmektedir. Optik bir aygıtla çekilen bu resim, olayı mükemmel olarak açıklamamaktadır: Balarıları ultraviyole ışığını görürler, kırmızıyı görmezler; oysa bu resimde ultraviyole gösterilemez ve kırmızı renk mevcuttur. Ayrıca, arının gözünün özel anatomisini yansıtmak için, daireler dikey doğrultuda uzamış elipsler şeklinde olmalıdır.

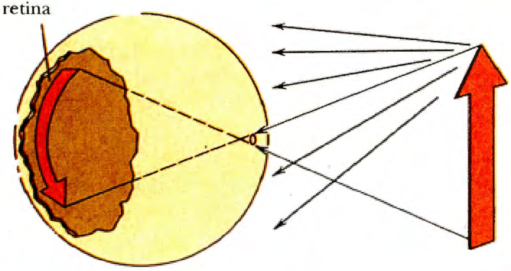
Kamera gözler Sırasıyla, omurgalılar ve bazı yumuşakçalar tarafından görüntü oluşturmak üzere kullanılan, iki tip ***kamera göz*** vardır. İki göz tipinden daha nadir rastlananı, odacıklı kabuğa sahip nautilus gibi organizmaların ***iğnedeliği*** gözüdür (Şekil 36.16). İğnedeliği gözü, küçük bir delikle yüzeye açılan basit bir çukur gözdür. Dışarıdan gelen ışık delikten geçer ve arkada dizilmiş olan almaç hücrelerinin (***retina***) üzerine düşer (Şekil 36.17). Çok az ışığın geçebilmesi büyük bir dezavantajdır; eğer daha fazla ışık almak için delik geniş olmuş olsaydı, görüntü bulanık olacaktı.

Diğer taraftan ***mercekli göz*** ışığın geçmesi için çok daha büyük açıklığa sahiptir; çünkü mercek, görüntüyü retina üzerine odaklamaktadır (Şekil 36.18). Bununla birlikte, bu daha ayrıntılı yaklaşımın hiç problemi yok değildir. İğne deliği gözünden farklı olarak mercekli göz, herhangi bir zamanda sadece belirli mesafedeki bir nesneyi odaklayabilir. Memeliler, bazı kuşlar ve sürüngenler göz merceklerinin biçimini değiştiren (ve böylece odaklama yapabilen) kaslara sahiptir; oysa balıklar, ikiyaşamlılar ve diğer sürüngenler gerçek bir fotoğraf makinesinde olduğu gibi tüm merceği hareket ettirerek, retinaya yaklaştırmak ya da uzaklaştırmak suretiyle odaklama yaparlar. (Kuşlar aynı zamanda, şeffaf bir yapı olan ve ışığın merceğe ulaşması için geçmesi gereken kornealarının şeklini de değiştirebilirler). Ayrıca, retina ve merceğin birbirine karşı konumları tam ve doğru olmak zorundadır: eğer retina merceğe çok yakınsa, hayvan yakındaki nesneleri görmekte zorluk çekecektir (yani, hipermetrop olacaktır); diğer taraftan eğer retina mercekten çok uzakta ise, uzaktaki nesneler retina üzerine odaklanamayacaktır (hayvan, miyop olacaktır). Bunlara ek olarak, merceğin kendisindeki düzensizlikler astiğmatizmin ortaya çıkmasına neden olabilir ve bu durumda mercekten aynı uzaklıkta; fakat görüş alanının farklı yerlerinde bulunan nesnelerin görüntüsü, farklı uzaklıklarda odaklanabilir. Birçok hayvan için kamera gözün dezavantajı, onun kapladığı hacimdir: bir balarısının bileşik gözünün sağladığı görüntü netliğini yeterince sağlayacak olan bir kamera göz, bal arısının kendi ağırlığında daha fazla olacaktır.

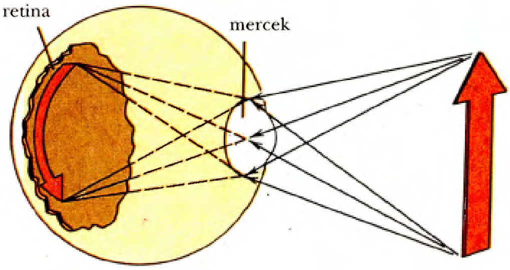


36.16 İğnedeliği gözlü kafadanbacaklılar
Burada balıklar üzerinde beslenirken görülen genç nautiluslar gibi kafadanbacaklılar, iğnedeliği göze sahip yegane organizmalardır.

İnsan gözü Ergin bir insanın gözü, küre şeklinde merceği olan bir göz olup çapı yaklaşık 2,5 cm.'dir (Şekil 36.19). Göz, ***sclera*** adı verilen dayanıklı; fakat esnek bir bağ doku kılıfı ile çevrelenmeştir. Skleranın ön kısmı saydam olup oldukça güçlü bir şekilde kıvrıktır ve ***kornea*** adını alır; kornea, gözün ışk-odaklama sisteminde ilk eleman olarak işlev görür. Skleranın hemen iç tarafından ***choroid*** adı verilen ve içinde çok sayıda kan damarının uzandığı koyu pigmentli doku taba-

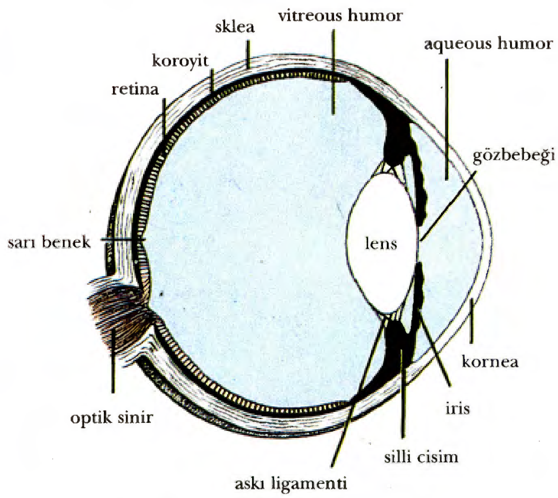


36.17 İğnedeliği gözün çalışma şekli
Çevredeki nesneden yansıyan ışık, delikten geçer ve görüntü retina üzerine (ters olarak) düşer. Bu durumun ana olumsuz yanı, görüntünün nispeten sönük olmasıdır. Çünkü delik küçük olduğundan içeriye çok az ışık girmektedir.



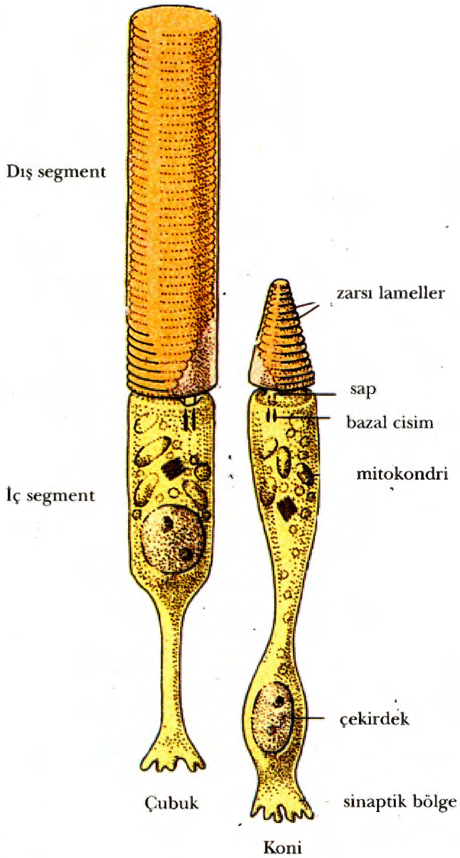
36.18 Mercekli gözün çalışma şekli
Çevredeki nesnelerden yansıyan ışık, merceğe gelir ve retina üzerine odaklanır (fokuslanır). Mercekli göz, iğnedeliği gözüne göre çok daha fazla ışık alır; fakat bu ışıkları fokuslama ile ilgili olarak çok daha fazla problemle karşı karşıyadır.





36.19 Insan gözü
Bu çizim, insan sol gözünden alınan diyagramatik bir kesiti göstermektedir.

kası yer alır. Koroyit, hem gözün geri kalan kısımlarına kan sağlayan yapı olarak ve hem de fotoğraf makinelerin siyah iç yüzeyi gibi ışığı absorblayarak ışığın içerden yansımasını önleyip görüntünün bulanıklaşmasına izin vermeyen bir tabaka olarak işlev görmesi bakımından önemlidir (ve göze dış kenardan gelen ışık, koroyit sayesinde merceği girmez). Buna zıt olarak, gececil hayvanlarda koroyit tabaka, genellikle çok fazla yansıtıcı olan bir tabakadır; bu düzenlenme, görüntüdeki netliği indirgemesine karşın absorblanmamış ışığı geriye reseptörlerin oluşturduğu tabakaya göndererek başka bir almacın çalışmasını sağlar. Bu ayna benzeri tabaka, kedilerin gözlerinin karanlıkta akkor ateş gibi görünmesinden sorumludur.





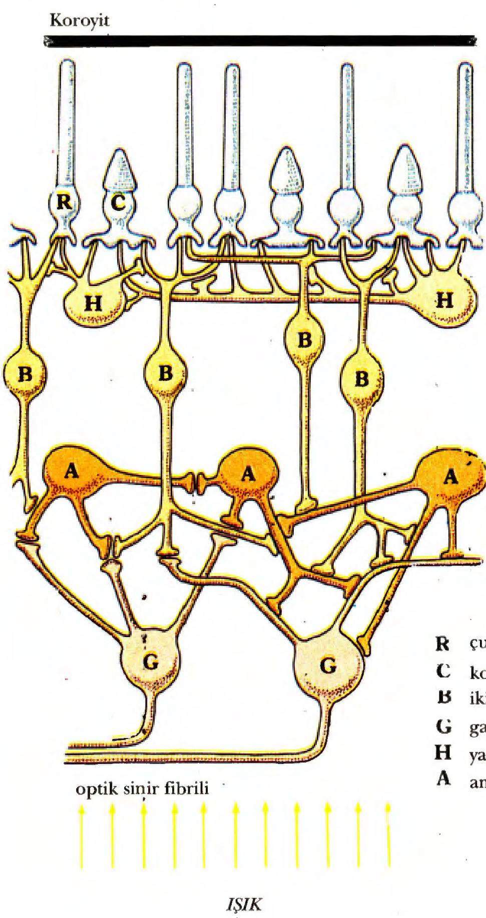
Sklera ve korneanın birleşme yerinin hemen gerisinde koroyit biraz daha kalınlaşır ve kendi içerisine gömülü düz kaslar içerir; koroyitin bu kısmına ***silli cisim*** adı verilir. Silli cismin önünde, koroyit, göz küresinin yüzeyinden ayrılarak göz boşluğu içine doğru uzanır ve ***iris*** adı verilen pigmentli bir doku halkası oluşturur. İris, hem halka şeklinde hem de ışınsal olarak dizilmiş düz kaslar içerir. Halka kasların hücreleri kasıldığında irisin merkezindeki açıklık (göz bebeği olarak bilinen ***pupil***) küçülür; ışınsal kaslar kasıldığında göz bebeği genişler. Böylece iris, fotoğraf makinelerindeki diyaframın mercek deliğini kontrolünde yaptığı işe benzer şekilde, göze girecek ışık miktarını ayarlar.

Işığı odaklama sisteminin ikinci elemanı olarak işlev gören mercek, göz bebeğinin hemen gerisinde silli cisme tutunmuş olarak bulunan ***askı ligamentleri*** ile askıya alınmıştır. Merceğin biçimi, buraya bağlanmış bir sıra oldukça küçük kasın uyguladığı gerilimle kontrol edilir. Merceğin esnekliği yaşla birlikte azalır; 50 yaşına yaklaşmış bireylerin çoğu yakındaki nesneleri artık odaklayamazlar ve ya gözlüğe gereksinim duyarlar ya da çift odaklı görürler. Mercek ve merceğin askı ligamentleri, göz küresi boşluğunu iki odacığa böler. Kornea ve mercek arasındaki odacık aqueous humor adı verilen sulu bir sıvı ile doludur. Merceğin gerisinde yer alan odacık vitreous humor adı verilen jelatinimsi bir madde ile doludur.

Almaç hücrelerini içeren **retina,** koroyidin iç yüzeyini örten ince bir dokudur. Birkaç hücre tabakasından oluşmuştur: almaç hücreleri, duyu nöronları ve internöronlar. Almaçlar çubuk ve koni olmak üzere iki tiptir (Şekil 36.20). ***Çubuk hücreleri*** retinanın çevresine doğru daha yoğun olarak bulunurlar ve ışığa karşı aşırı derecede duyarlılık gösterirler; bu hücreler mum ışığında bize görme yeteneği kazandırırlar; fakat renksiz ve fazla net olmayan görüntü meydana getirirler. Parlak aşık altında renkli görmek için özelleşmiş olan ***koni hücreleri*** retinanın özellikle merkezi kısmında daha yoğundurlar. Bu alan ***fovea*** olarak bilinir. Almaçların foveada fazla miktarda yoğunlaşmış olması nedeniyle, görüş alanının merkezindeki bu küçük alanla en ince ayrıntıyı görebiliriz.

Retinadaki çubuk ve koniler kısa duyu nöronları (iki kutuplu hücreler) ile, duyu nöronları da retinadaki gangliyon hücreleriyle sinaps yapar; gangliyon hücrelerinin aksonları bir demet şeklinde bir araya gelerek beynin görme merkezine giden optik siniri oluşturur (Şekil 36.21). Daha sonra göreceğimiz gibi, retinadaki nöronlar arasındaki bağlantılar göze, yüzlerce milyon reseptor hücreden alınarak

36.20 Çomak ve koni hücreleri
Üstte: İnsan retinasından alınan hücreler. Dış segment ve onu iç segmente bağlayan sap kısmı, çok özelleşmiş bir sil olarak gelişir. Elektron mikroskobuyla yapılan çalışmalar, bazal cismin sapın içteki uç kısmında yer aldığını ortaya koymuştur; ve tüm sillerin özelliği olan çevredeki dokuz mikrotübül ondan çıkarak sap boyunca dış segment içerisine uzanır; hareket etme özelliğini kaybetmiş olan çoğu sil için de geçerli olduğu gibi, hareketli sillerdeki iki merkezi tubül, bunlarda da kaybolmuştur. Görme pigmentleri, dıştaki segmentin çok sayıdaki membransı lamelleri içinde yer alırlar. Çomak ve konilerin pigmentleri farklıdır; konilerinkiler, renkli görmeden sorumludur. Altta: Bir domuzdan alınan çomak ve koni hücrelerinin taramalı elektron mikroskobunda görünüşü.



36.21 İnsan retina hücreleri
Almaç hücreler (çomak ve koniler), kendi kaidelerinde, iki kutuplu hücrelerle (bipolar hücreler) sinaps yaparlar. Bipolar hücreler de gangliyon hücreleriyle sinaps yapar; gangliyon hücrelerinin aksonları optik siniri oluşturur; optik sinir, gözden beyine uzanır. Böylece, bilginin beyine ulaştığı en kısa yol, almaç hücreden bipolar hücreye, bipolar hücreden gangliyon hücresine oradanda beyine gidecek şekildedir. Genellikle birçok almaç hücre, tek bir bipolar hücreyle ve birçok bipolar hücre de tek bir gangliyon hücresiyle sinaps yaptığından bilginin işlenmesi retina içerisinde olabilir. Bilginin konvergensleştirilmesinin yanısıra, horizontal hücreler (bu hücrelerin herbiri birçok almaç hücreden sinaps alır ve çok sayıda bipolar hücre ve diğer horizontal hücrelerle sinaps kurar) ve amakrin hücreler (bu hücreler hem bipolar hücrelerden sinaps alır hem de onların üzerinde sinaps kurar ve aynı zamanda birçok gangliyon hücresiyle sinaps yapar) aracılığıyla bir yoldan diğer bir yola lateral bilgi transferi vardır: retinanın anatomik olarak düzenlenme tarzının, beklenilebilenin tersine olduğuna dikkat ediniz; almaç hücreler retinanın arkasındadır ve ışığın onlara ulaşması için sinir hücrelerini geçmesi gerekmektedir.

optik sinirin birkaç milyon aksonu ile beyine nakledilen bilgiyi, büyük ölçüde değiştirebilme yeteneği kazandırır. Çoğu omurgalı hayvanda bu uzantılı hücreler mercek ile reseptörler arasında yer alırlar, optik sinirin geçmesi için retinada kör nokta olarak bilinen epeyce büyük bir deliğin bulunması gerekir. Mürekkepbalıklarında, ahtapotlarda ve yılanlarda, bu uzantılı hücreler reseptörlerin gerisinde konumlanmıştır; böyle bir düzenlenme görüş alanında herhangi bir kör nokta yaratmaz.

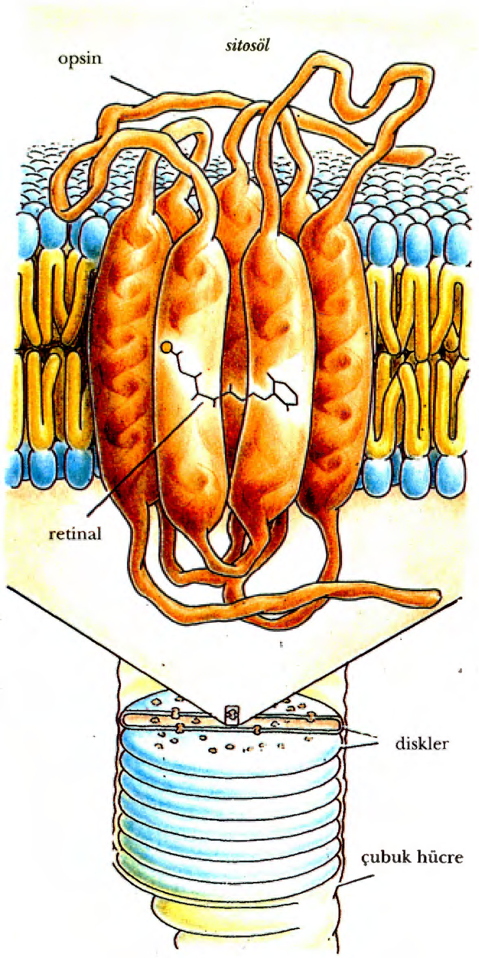
Çubuk ve konilerin ışığa duyarlılıkları Hem çubuk hem de koniler ışığa duyarlı pigmentler içerirler. Çubuk hücrelerinde bulunan pigmentler, dış segmentteki (Şekil 36.20) yassılmış keseciklerin arasında konumlanmışlardır ve ***rhodopsin*** adını alırlar. Rhodopsin, vitamin A'nın bir türevi olan ve retinal adı verilen bir prostetik gruba bağlanmış bir proteinden (opsin) meydana gelmiştir (Şekil 36.22). Bir ışık fotonu ile rhodopsin molekülüne çarpıldığı zaman, retinal hafif farklı bir izomerine dönüştürülür (Şekil 36.23). Bu dönüşüm tamamıyle ışıkla yürütülür, herhangi bir enzime gereksinim duyulmaz. Retinalin izomerizasyonu, proteinde yapısal değişikliklere yol açar;

bu değişikliker komşu zar proteinini aktiviteye sevk eder. Transductin adı verilen bu ikinci protein, fosfodiesteraz inhibisyonunu ortadan kaldıran altbirimi ortama verir. Fosfodiesteraz enzimi siklik GMP yi nonsiklik forma dönüştürür. cGMP, sodyum kanallarının kapanmasına ve bununla bağlantılı olarakta zar potansiyelinin artmasına neden olur. Karanlıkta, retinal, işlevsel rhodopsini meydana getiren orijinal izomere tekrar dönüştürülür.

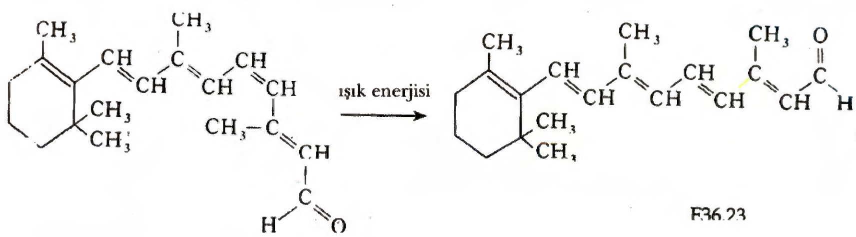
Konilerin görme mekanizması çok daha karmaşıktır. Herbiri farklı pigment içeren üç sınıf koni hücresi vardır. İnsandaki üç görme pigmenti de prostetik grup olarak retinala sahiptir ve bu üç pigmentin hepsi geniş bir alanda yer alan dalga boyundaki ışıkları absorblarlar. Bununla birlikte onların bünyelerindeki proteinler birbirinden kısmen farklılık gösterir ve sonuç olarak, herbir pigment için ışık dalga boyu alanı, spektrumun farklı kısmı üzerinde merkezileşmektedr (Şekil 36.24).

Bu üç pigmentin, özellikle yeşili absorblayan ve kırmızıya absorblayan pigmentlerin absorbsiyon eğrileri üst üste bindiği halde bizim renkleri çok iyi bir şekilde ayırt edebilmemiz garip görünebilir: örneğin, yeşili absorblayan koni hücreleri, turuncuya, yeşile, mavi-yeşile hatta mavi ışığa yanıt verebilir ve yeşilin içerisinde "kırmızı" eğri gerçektende pik çizebilir. Bizim bilinçli olarak farkına vardığımız ince renk ayırımlarını elde etmek için, sinir sistemi, çiftler halinde konilerden gelen bilgilerdeki farklılıkların karşılaştırmasını yapar.

Biz, renkli görmenin insan için uyarlanan formuna öylesine fazla alıştırılmış durumdayız ki bizim gördüğümüz renklerin her nasılsa "doğru" olduğunu varsayma yoluna gideriz ve diğer hayvanlarında

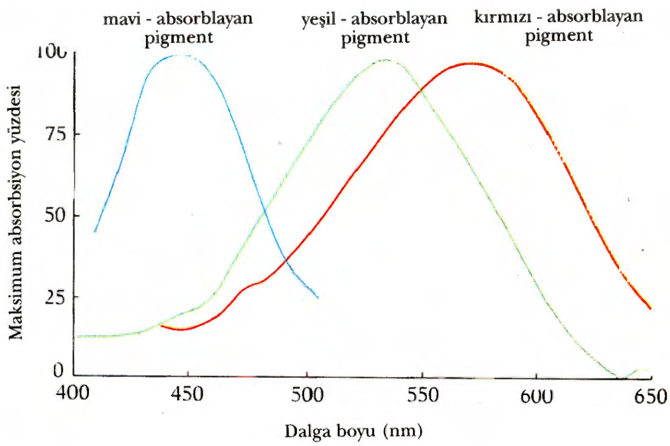


36.22 Rhodopsin
Rhodopsin, bir pigment (retinal) ve bir proteinden (opsin) meydana gelmiştir (opsin). Opsin, alfa heliks oluşturan yedi zara sahiptir; bu zarlar retinal ile bir arada tutulur. Retinal, bir foton abrosbladığı zaman, zar potansiyelinde değişiklikle sonuçlanan kimyasal olaylar zincirini başlatmak için, uzun kol (siyah) bir diğer zar proteini (transductin) ile etkileşir.



F36.23

36.23 Retinalın bir izomerinden diğerine değişimini sağlayan ışıkla yürütülen reaksiyon
Işık enerjisinin absorbsiyonu ile, yan zincirin biçimi değiştirilir.



36.24 Primatların üç koni pigmentinin absorbsiyon spektrumu
Kırmızı absorblayan pigment gerçekte, spektrumun sarı bölgesinde maksimum duyarlılığa sahiptir. Mavi-absorblayan koninin absorbsiyon spektrumunun nispeten dar olması, mercek ve korneada ultraviyole ışığını absorblayan soluk sarı pigmentler nedeniyledir.

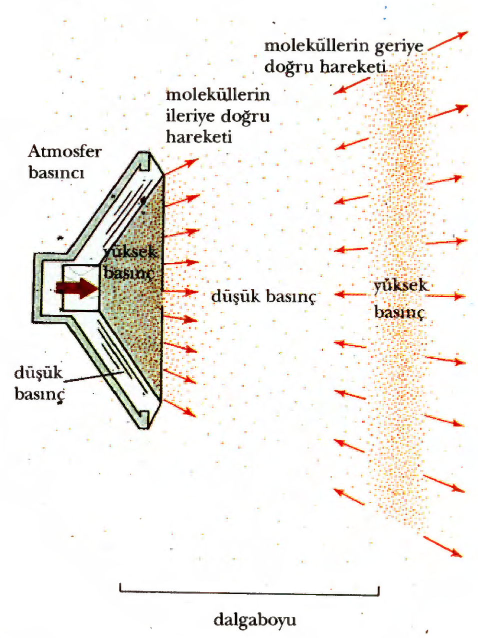
dünyayı bizim gördüğümüz şekilde görmeleri gerekir diye kabul e riz. Bununla birlikte, insan ve diğer primatlar, memeliler arasında renkli görme özelliği iyi gelişmiş nadir gruplardır. Çoğu memeli türü, dünyayı grinin çeşitli tonları şeklinde görür. Buna zıt olarak, kuşların hemen hemen hepsi, birçok balık ve sürüngen renkli görme özelliğine sahiptirler ve bazıları ültraviyole (UV) sahasındaki ışığı bile saptayabilirler. Bununla birlikte, bu renge-duyarlı omurgalıların bazıları sadece iki çeşit koni hücresine sahiptirler-Örneğin, bazı balık türleri, yalnız yeşil ve mavi pigmentlere sahiptir. Kuşlarda ve sürüngenlerde renge duyarlılık, çoğunlukla, filtre etme yoluyla biraz daha karmaşıklaşmıştır: mercek ve pigmentler arasında duran renkli yağ damlaları, spektrumun yalnız bir kısmını süzerek reseptör hücrelere ulaşımını sağlar.

Daha önce gördüğümüz gibi eklembacaklılar genellikle renkli görme özelliğine sahiptirler. Bununla birlikte, çoğu, bizimle aynı renkleri görme özelliğine sahip değildir. Örneğin, balarıları kırmızıyı göremezler; fakat UV'ye karşı duyarlıdırlar ve spektrumun bu bölgesini, yer ve yön tespitinde kullanırlar. Böylece hayvanlar, oldukça çeşitli ve seçici renk algılama özelliğine sahiptirler; herbir tür kendi dünyasında yararlı olan renkleri görür.

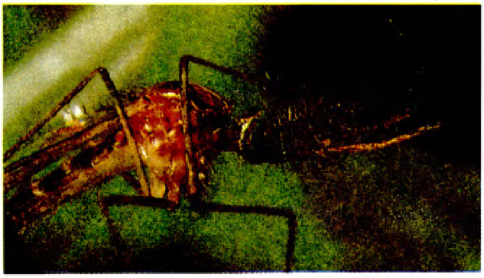
İŞİTME DUYUSU

Görme gibi işitme de hayvanlar arasında önemli bir duyu yeteneğidir. Birçok tür için çevredeki sesler, avcıları, avları ve kendi türdeşleri hakkında önemli bilgiler sağlar. Bu nedenle onları saptamak için çeşitli stratejiler geliştirmişlerdir.

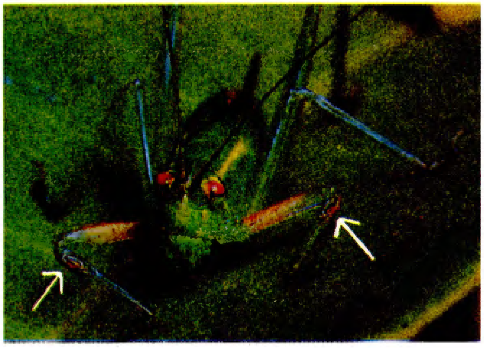
Bir cisim titreştirildiği zaman ortamdaki (genellikle hava) partiküllerde hareket başlatarak ses meydana getirilir; ve böylece yüksek ve alçak basınçlı birbirini izleyen bantlar meydana gelir (Şekil 36.25). Saniyedeki titreşim sayısı, sesin frekansıdır ve hertz (Hz) olarak verilir, basit olarak saniyedeki bir döngü demektir. Böceklerin çoğu, hava sayesinde ileriye ve geriye doğru hareket ettirilen uzun kıllara sahiptir (Şekil 36.26A). Bu kıllar dar bir alan içerisindeki titreşimlere, türün diğer üyeleri tarafından çıkarılan tipik frekanslara en



36.25 Bir hoparlör tarafından üretilen ses
Hoparlör, titreşimler sayesinde havadaki molekülleri harekete geçirir; yüksek ve düşük basınçlı ses dalgaları yaratır; bunlar, sesin fiziksel temelidir. Bu basınç dalgalarına ya da havadaki partikül haraketlerine cevap vermek üzere çeşitli tiplerde kulaklar ortaya çıkmıştır. Bizim ses olarak duyduğumuz şey, sinir sistemine giren duyusal impulsların işlenmesinin sonucunda oluşur. Bu diyagramda, hava basıncı sık noktalarla, partikül hareketlerinin yönü ise oklarla gösterilmiştir. Yüksek basıncın bir bantı ile bir sonraki arasındaki uzaklık, bir dalga boyudur.



A



B

36.26 Böceklerde bulunan iki ses dedektörü
(A) Bu erkek sivrisineğin başındaki anten kılları titreşebilir, ve bu nedenle uygun frekanslardaki seslere karşı çok duyarlıdırlar. (B) Bunun aksine, bir çekirgenin ön bacağında bulunan, zarla kaplı organlar, sesle birlikte ortaya çıkan basınç değişikliklerini saptayabilir.

iyi şekilde yanıt verebilmesi için, diyapozon gibi kuvvetli rezonansa sahiptirler. Diğer taraftan omurgalı birçok hayvan, ses dalgaları ile ilişkili olan basınç değişikliklerine duyarlıdır. Biz, basınca duyarlı organ olarak sadece insan kulağını ayrıntılı olarak tartışacağız.

İnsan kulağının yapısı İnsan kulağı, ***dış kulak, orta kulak*** ve ***iç kulak*** olmak üzere üç kısma ayrılır (Şekil 36.27A). Dış kulak, kulak kepçesi ya da pinna ve işitme kanalından meydana gelmiştir. İşitme kanalının iç kısmındaki ucunda, kulak zarı olarak bilinen ***tympanic zar*** yer alır.

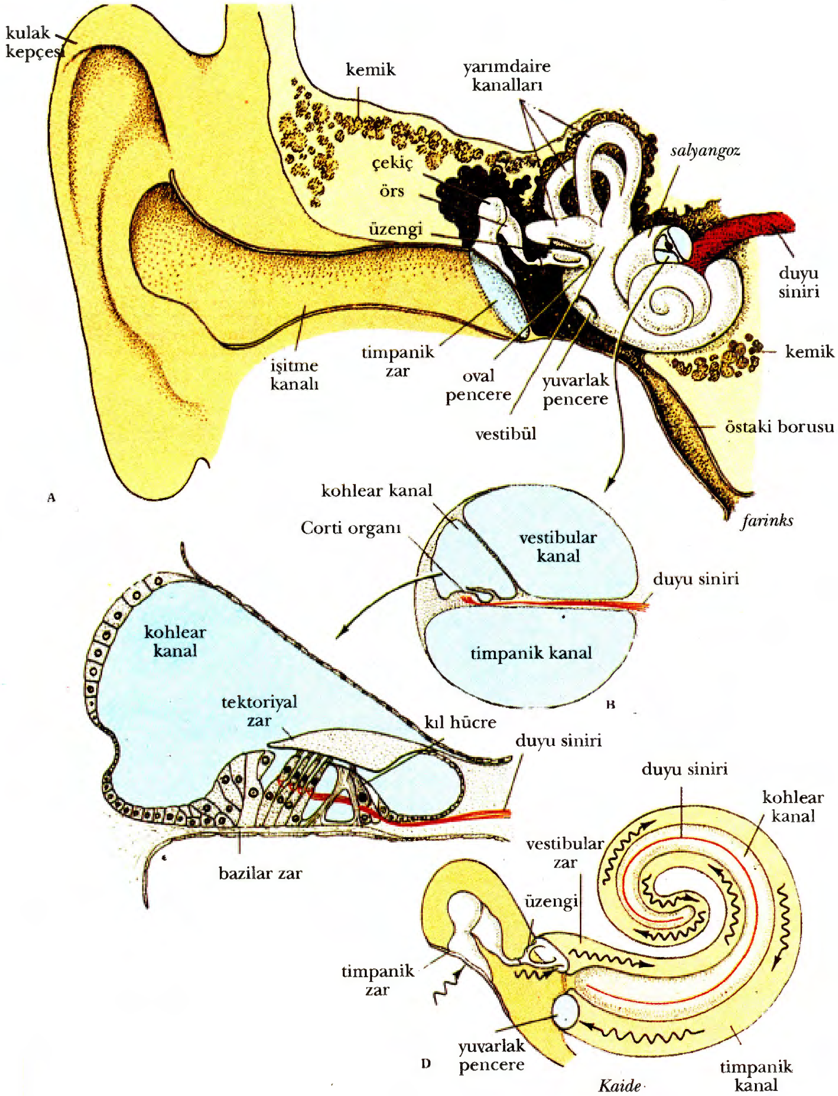
Timpanik zarın diğer tarafında orta kulak odacığı yer alır. Bu odacık içerisindeki hava, normal olarak, dışardaki atmosferle aynı basınca sahiptir. Bir ses dalgasının yüksek basınçlı kısmı, kulağa girdiğinde, bu basınç kulak zarını hafifçe orta kulağa doğru iter; ses dalgasının düşük basınçlı kısmı kulağa girdiğinde, orta kulaktaki daha yüksek basınçlı hava kulak zarını dış kulağa doğru iter. Sonuç olarak, kulak zarı bu basınç değiştirme modelini özenle çoğaltarak titreşir ve bu titreşimleri mekanik harekete dönüştürür.

Orta kulak, ***östaki borusu (Eustachian tüpü)*** ile yutağa bağlanır; östaki borusu biz yutkunurken ya da esnerken açılarak orta kulaktaki basıncın dışarıdaki basınçla eşit hale gelmesini sağlar. Dış hava basıncı, barometre yükseldiğinde ya da düzeyi düştüğünde ve bulunduğumuz yükselti değiştiği zaman, önemli ölçüde değişebilir. Bu nedenle periyodik olarak basınç eşitlenmesinin yapılması gereklidir. Aşırı derecede soğuk algınlığına yakalandığımızda, bu süre içerisinde östaki borusunun mukus ile tıkanması basınç değişikliklerini ayarlama yeteneğimizi ortadan kaldırabilir.

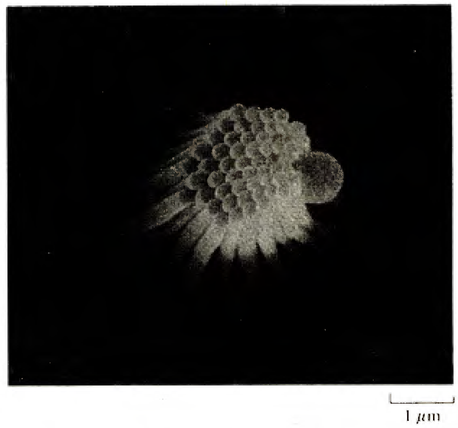
Birbiriyle bağlantılı üç kemik, malleus, incus ve stapes (genellikle çekiç, örs ve üzengi olarak bilinirler), orta kulak odacığı içerisinde, dış kulak zarından ***oval pencere*** olarak bilinen zara uzanırlar. Bu kemikler, kulak zarının aldığı ses dalgalarını kuvvetlendirirler. ***Yuvarlak pencere*** olarak bilinen bir diğer zar, oval pencerenin hemen altında yer alır.

Oval ve yuvarlak pencerelerin iç tarafında, birbiriyle bağlantılı içi sıvı dolu odacıklar ve kanalların oluşturduğu karmaşık bir labirentten ibaret olan iç kulak yer alır. Odacık ve kanalların üstte yer alan grubu, denge duyusu ile ilgilidir. İç kulağın üstteki odacıklarının bağlı olduğu alt kısmı ise, salyangoz kabuğu şeklinde kıvrılmış uzun bir tüpten meydana gelmiştir. Bu tüp, işitme organı olan ***cochlea***dır (Latince de "salyangoz kabuğu" demektir). Kohleanın iç kısmında üç tane kanal vardır (Şekil 36.27 B-D): oval pencereden başlayan vestibular kanal, yuvarlak pencereden başlayarak vestibular kanal ile bağlantı kuran timpanik kanal ve diğer ikisi arasında uzanan kohlear kanal. Bu üç kanalın hepsi de sıvı ile doludur.

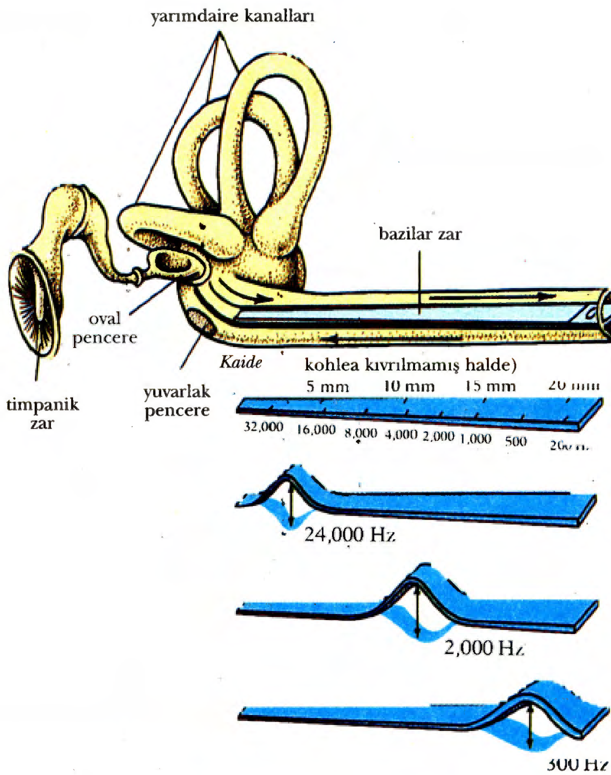
Kohleanın duyusal kısmına ***Corti organı*** adı verilir (Şekil 36.27C). Corti organı, kohlear kanalın alt sınırını meydana getiren ***basilar zar***dan çıkarak kohlear kanal içerisine doğru çıkıntı oluşturur. Corti organı, uçlarında duyu kılı demetleri taşıyan sıralar halinde dizilmiş özelleşmiş almaç hücrelerinin yer aldığı epitel tabakasından meydana gelmiştir (Şekil 36.28). Duyu nöronlarının dendritleri, kıllı hücrelerin yüzeyinde sonlanır. Kıllı hücrelerin üzerinde jelatinimsi bir yapı olan ***tectorial zar*** asılı durur ve kıllar bu zar içerisine uzanırlar. Basilar zarın titreştirilmesi duyu kıllarının, daha az hareketli olan tektoriyal zara doğru aşağı-yukarı hareket etmesine ve kılların biçiminin bozulmasına neden olur; bu hareket fiziksel olarak kıl hücre-



36.27 İnsan kulağı
(A) Dış, orta ve iç kulağın temel kısımları (tanımlamalar için metne bakınız.) (B) Kohleanın bir kıvrımının enine kesitinin büyütülmüş şekli; şekilde vestibular kanal, kohlear kanal, timpanik kanal ve Corti organının yerleşimi gösterilmektedir. (C) Kohlear ve timpanik kanalları ayıran bazilar zar üzerine oturan Corti organının büyütülmüş diyagramı. Bazilar zar titreştiği zaman duyu kıl hücrelerini yukarı aşağı hareket ettirir ve duyu kılları üzerinde asılı duran tektoriyal membrana doğru kılları sürter. Kılların biçiminin bozulması, kıl hücrelerinde jeneratör potansiyeli yaratır, bu da, Corti organından çıkıp beyne giden duyu nöronlarında impuls oluşmasını harekete geçirir. (D) Orta kulak ve kohlea arasındaki ilişki diyagramı; burada onun kanal sistemini daha iyi göstermek için kısmen kıvrımsız olarak resmedilmiştir. Üzengi, oval pencereye karşı hareket ettiğinde, vestibular ve timpanik kanallar içersindeki sıvı salınım yapar (dalgalı oklar); bu salınımın olması, esnek yuvarlak pencere sayesindedir ve yuvarlak pencere basıncın düşürülmesine izin verir. Yüksek frekanslı sesler, kohleanın kaidesine yakın yer alan kıl hücresini uyarır; düşük frenakslı sesler ise kohleanın ucuna yakın bulunan kıl hücrelerini uyarır.



36.28 Bir kurbağanın kulağında bulunan bir hücreden alınan kıl demeti



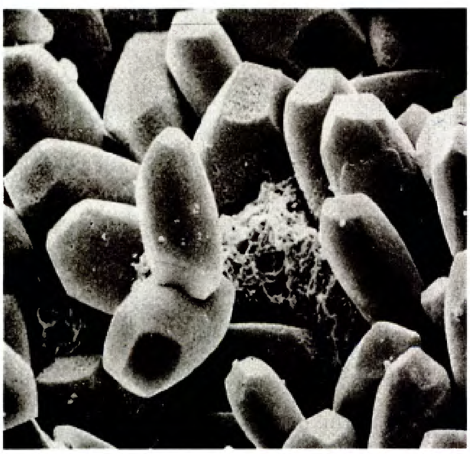
36.29 İnsan kohleasında frekans saptanmasının mekanizması
Burada kıvrılmamış olarak görülen kohlea, oval pencereden uzaklaştıkça gittikçe daha genişleyen ve kalınlaşan bazilar zarı içermektedir. Kıllarda kaideden uca doğru gittikçe daha kısa ve daha sertleşmektedir. Farklı frekanslardaki ses dalgaları, kohlear sıvı içerisinde buna karşılık gelecek şekilde basınç dalgasının ortaya çıkmasına neden olmaktadır. Bunlarda, bazilar zarın, farklı noktalarda farklı frekanslar için titreşmesine neden olmaktadır; böylece çevredeki duyu kıllarının uyarılması, beynin işitme merkezine impuls ileten duyu nöronlarını harekete geçirmektedir. İşitme ile ilgili bu bilgilerin beyinde işlenmesi, farklı frekansların ya da ses perdelerinin ayırt edilmesiyle sonuçlanır. Yaşın artmasıyla birlikte, zar, ince uçta kalınlaşmaya başlar; onun için yüksek frekanslara duyarlılık gittikçe kaybolur.

lerindeki K^+ kanallarını açar ve böylece bir miktar depolarizasyon yaratır. Kıl hücrlerindeki kıllar tekrar gelişemeyeceklerinden ve yüksek sesle uzun süre maruz kalındığında zar şiddetle hareket ederek bu kıllır döküleceğinden, kalıcı sağırlıklar ortaya çıkabilir.

Kulak nasıl çalışır Şimdi, kulak tarafından ses dalgalarının alınmasındaki basamakları izleyebiliriz. Havadaki titreşimler, dış kulağın işitme kanalına geçer ve kulak zarının titreştirilmesine neden olur. Bu titreşimler orta kulak kemikleri zinciri sayesinde orta kulak boşluğundan oval pencereye aktırılır. Bu kemiklerin kaldıraç gibi düzenlenmiş olmaları ve oval pencerenin oransal olarak küçük yüzey alanına sahip olması (kulak zarının yaklaşık olarak 1/30'u kadar) aktarılan titreşimlerin gücünü artırır. Sonuç, çok hafif sesleri (belirsiz) saptamak için sistemin kapasitesinde çok büyük bir artışın ortaya çıkmasıdır.

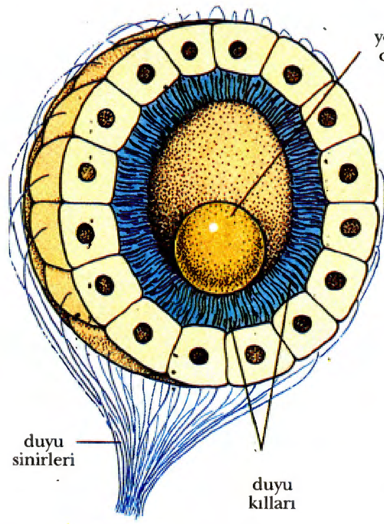
Oval pencerenin hareketleri, kohlea kanallarının içerisindeki sıvının hareketiyle sonuçlanır: Orta kulak kemikleri tarafından içeriye doğru yapılan itme, vestibular kanal içerisindeki sıvının birazının timpanik kanal içerisine gönderilmesine neden olur ve bu da yuvarlak penceresinin dışa doğru itilmesine yol açar. Bu süreç, her defasında orta kulak kemiklerini oval pencereden geri çekerek tersine çalışır. Kohlear sıvının bu hareketleri, dış kulağa giren titreşimlerle tamı tamına aynı frekanstadır. Kohleanın sıvısındaki basınç dalgaları, bazilar zarın aşağı-yukarı hareket etmesine ve kıl hücre demetlerinin tektoriyal zara sürtünmesine neden olur. Böylece uyarılan kıl hücreleri, beynin işitme merkezine impuls taşıyan duyu nöronlarını aktiviteye sevk eder.

Bazilar zar ve onun kıl hücre demetleri ayarlama yaptığından, biz, bir sesteki yükselip alçalmayı (ses dalgalarının frekansı) ayırt edebiliriz. Örneğin, bazilar zar, oval pencereden uzaklaştıkça düzen-



36.30 Iç kulaktaki otolitler (denge taşları)
Bu taramalı elektron mikroskobunda çekilmiş fotoğrafta görülen otolit adı verilen kalsiyum karbonat kristaller, jelatinimsi bir sıvı ile çevrilmiştir; bu sıvı içerisine, kıllar gömülmüş durumdadır. Baş eğildiği zaman, bu kıllar üzerinde duran otolitlerin kıllara uyguladığı kuvvet değişir ve beyine işaret gönderilir.

li olarak genişler ve kalınlaşır. Zarın farklı kısımları, farklı frekanstaki ses dalgaları tarafından maksimum olarak hareket ettirilmek suretiyle uyarılır (Şekil 36.29). Bir keman ve bir gitar çalındığında düşük frekanlı titreşimler ortaya çıkarır ve bu düşük frekanslı titreşimler bazilar zarın daha çok kalın kısımlarını uyarır ve bu durum bizde düşük perdeden bir sesin algılanmasını doğurur. Benzer şekilde, yüksek frekanslı titreşimler olduğunda zarın daha ince kısımları titreşir ve bizde yüksek perdeden bir sesin algılanmasına yol açar. (Çok düşük frekanslarda -bir kaç yüz hertz ve daha altı- kıl hücrelerinin harekete geçirilmesi doğrudan titreşimlerle gerçekleşir). Zarın bu şekilde geniş rezonans özelliği göstermesi, kıl hücrelerinin bizzat kendileri tarafından kuvvetlendirilir. Kıllar, zarın daha kalın uç kısmına doğru gittikçe daha kısa ve daha serttirler; bu durum, bu kısma düşük rezonans özelliği kazandırır. Kıl hücrelerindeki zar kanallarının açılıp kapanma hızı kalın uca doğru düşer ve uygun bir elektriskel rezonans meydana getirir. Buna ek olarak, kıl hücreleri, beyinden gelen geri bildirim (feedback) mekanizmasını temel alarak, kendi biçimlerini (ve böylece duyarlılıklarını ve akortlarını) değiştirebilirler; böylece gereksinme duyulduğunda belirli bir ses, seçici olarak kuvvetlendirilir ya da zayıflandırılır. Bu birçok rezonans gradiyenti ve aktif olarak yapılan ölçümler, birbiriyle etkileşerek kulağın akort yapma kapasitesini maksimum hale getirir.



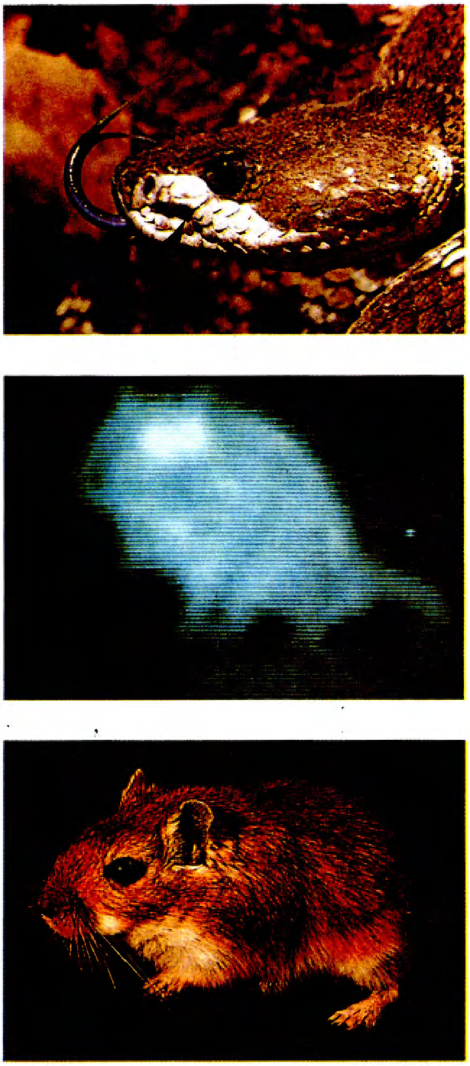
36.31 Bir denge organının (statolit) iç kısmının diyagramı
Statolitler, omurgasız hayvanların denge organlarıdır; herbiri, duyu kıllarıyla astarlanmış bir odacık ile bu odacık içerisinde bulunan, kum taneleri gibi bir ya da daha fazla sayıda yoğun cisimden oluşmuştur. Yerçekimi yoğun cisimleri aşağıya doğru çektiğinden, duyu kılları, yer çekim kuvvetinin yönünü işaret eden cisimlerin ağırlığı ile uyarılırlar.

DENGE VE HIZ DUYULARI

İç kulağın labirentinin üst kısmı, üç adet ***yarımdaire kanalı*** ve bunları kohleaya bağlayan geniş bir vestibülden oluşmuştur (Şekil 36.27). Vestibülün iç kısmında ***utriculus*** (***tulumcuk***) ve ***sacculus*** (***kesecik***) adı verilen ve birbirine göre dik açıyla konumlanmış iki odacık vardır. Herbiri, ***otolith*** (***denge taşı***) adı verilen kalsiyum karbonat kristallerini dıştan saran jelatinimsi bir tabaka içerisinde gömülü olarak duran, kıl hücrelerini içerirler (Şekil 36.30). Başın konumundaki herhangi bir değişiklik otolitlerin bazı kıllar üzerine diğerlerine oranla daha fazla baskı yapmasına neden olur. Bu baskının nispi gücü, yer çekimine göre başın konumunu beyinciğe bildirir.

Benzer duyu organları, omurgasızlarda da bulunur (Şekil 36.31). Örneğin, kerevitler ve istakozlar ***statolith***, adı verilen denge organlarına sahiptirler; bu organlar duyu kıl hücrelerinin oluşturduğu bir yatak üzerinde duran bir kum tanesinden meydana gelmiştir. Bu hayvanlar deri değiştirdikleri zaman statolitlerin astarını ve onunla birlikte kum tanelerini kaybederler; fakat deri değiştirme işlemi tamamlandığında hayvan normal olarak yeni kum tanelerini bünyesine alır. Eğer bir istakoz kum yerine demir tozu içeren bir tank içinde tutulacak olursa, deri değişiminden sonra istakoz kum taneciklerini demir tozları ile değiştirecektir. Daha sonra eğer, istakozun yanına güçlü bir mıknatıs koyacak olursak, hayvanın demir otolitleri, mıknatısa doğru çekilecek ve sanki mıknatıs yer çekimiymiş gibi, hayvan mıknatısa doğru yönelecektir. Mıknatıs hayvanın yukarasına konduğunda, yönünü şaşıran hayvan sırt üstü yüzmeye başlayacaktır.

Omurgalılarda, yarımdaire kanallarının dizaynı, hareketin yönünde ya da hızındaki bir değişikliğin algılanmasını olası kılar. Üç boyutlu bir hattın eksenleri gibi, bu üç kanalın herbiri diğer ikisi ile dik açı yapacak şekilde konumlanmıştır (Şekil 36.29). Herbir kanalın kaidesinde, bir demet duyu kıl hücresi içeren küçük bir odacık vardır. Baş hareket ettirildiğinde ya da herhangi bir yöne döndürüldüğünde, bu kanalların içerisindeki sıvı, ataletinden ve vizkozitesin-



A

B

C

36.32 Çıngıraklı yılanların kızıl ötesi (infrared) ışınlar sayesinde görme olayı
(A) Burada görüldüğü gibi çıngıraklı yılanlar hem gün ışığında görme yeteneğine sahiptirler hem de pit organları (çukur organ) sayesinde karanlıkta sıcakkanlı avlarını saptayabilmektedirler. Bu organ (okla gösterilmiş), sıcakkanlı hayvanların yaydığı ısıya (kızıl ötesi ışınıma) duyarlıdır; gerçekte, bir farenin (B) bu termal görüntüsüne benzeyen kaba bir görüntü oluşmaktadır. (C) Aynı hayvanın, görünür ışıktaki görüntüsü.

den dolayı yavaş hareket ederek geride kalır. Bu durum, beyinciğe sinyal gönderen kıl hücreleri üzerindeki baskının artmasına neden olur. Bu üç kanalın herbirinden gelen farklı miktarlardaki uyarıları alarak yorumladıktan sonra beyin, hızın yönünü ve miktarını büyük bir doğrulukta saptayabilir. Bununla birlikte kanallar, çok mükemmel duyu organları değildir. Eğer baş, uzun bir süre döndürüldükten sonra aniden durdurulacak olursa, kanalların içerisindeki sıvı bir süre dolaşmaya devam edecektir. Sonuç, bir süre döndükten sonra sandalyeye oturduğumuz halde bizde başamızın dönmesi hissinin devam ediyor olmasıdır.

ÖZEL DUYULAR

Daha önce, arıların, balıkların ve insanların farklı renk gruplarını gördüğünü not etmiştik; onların görme alanları, çeşitli gereksinmeleri ile iyi bir şekilde uyuşmaktaydı. Aynı model işitme olayında da belirgindir: örneğin, yarasalar, ultrasonik ses dalgaları yayarlar ve avlarının ve karşılarındaki engellerin yerini saptamak için bu seslerin yankısını kullanırlar. Bu predatörler, 100.000 Hz ya da daha yüksek sesleri duyabilirler. Yarasalar tarafından avlanan çekirgeler ve gece kelebekleri gibi birçok böcekte, ultrasonik sesleri duyabilirler ve yarasaların yaydığı ses dalgalarını saptadıkları zaman kaçmak suretiyle önlem alırlar. Sıçanlar gibi diğer bazı hayvanlar, iletişim için ultrasonik ses dalgalarını kullanırlar. Diğer taraftan güvercinlerin, son derece düşük frekanslı seslere karşı duyarlı oldukları görülmektedir.

Görme ve işitmeye ek olarak birçok hayvan, diğer kaynaklardan gelen bilgilerin kullanılmasına olanak sağlayan duyulara sahiptir; bu kaynaklar arasında çevrede yer alan ısı, elektrik ve magnetizm gibi çeşitli durumlar söz konusudur. Biz öncelikle, bu duyulardan birkaçını inceleyeceğiz. Henüz keşfedilmemiş olan birçok özelleşmiş duyu yeteneğinin olabileceğini farzetmemek için hiçbir neden yoktur.

Kızılötesi (İnfrared) ışınları görme Biz infrared (IR) frekans alanındaki güçlü ışınımı ısı olarak hissederiz. Bazı hayvanlar kendilerine, çok belirsiz IR kaynaklarının yerini saptama yeteneği kazandıran özelleşmiş duyu yapılarına sahiptirler. Bu yapıların en ileri şekli, çıngıraklı yılanların "infrared gözüdür" (Şekil 36.42). Çukur göz ile iğne deliği gözü arasındaki bir ara form olan bu çukur organlar, ısıya çok duyarlı bir retina üzerinde fazla net olmayan kaba bir görüntü oluşturarak yılanın karanlıkta sıcakkanlı avını avlamasına olanak sağlar. Işığa duyarlı gözler ise yılanın gün ışığında görmesini sağlar. Bu çukur organlar, ışığa duyarlı herhangi bir yapıdan değil, derinin ısı almaçlarından ortaya çıkmıştır.

Elektrik algılama Üç balık grubu, elektriksel alanları kullanırlar. Güçlü elektrik balıkları olarak bilinen ilk grubun üyeleri, gerçekte elektriksel alanları hissetmezler; bunun yerine bu hayvanlar, güçlü elektrik yükü üreten bir seri batarya şeklinde oldukça fazla değişikliğe uğramış kaslarını kullanırlar. Elektrikli yılan balıkları ve bazı vatozlar, hem avlarını hem de kendi avcılarını, bu elektriksel yük sayesinde ya öldürürler ya da sersemletirler.

İkinci grubun üyeleri zayıf elektrik balıklarıdır. Bu balıklar ya geceleyin faaldirler (nokturnal) ya da görüşün hemen hemen olmadığı bulanık sularda yaşarlar. Bu hayvanlar kendi çevrelerinde elektriksel alan yaratarak bu elektriksel alanı bozan nesneler hakkında bilgi elde etmek suretiyle görme yokluğundan doğan eksikliği giderirler

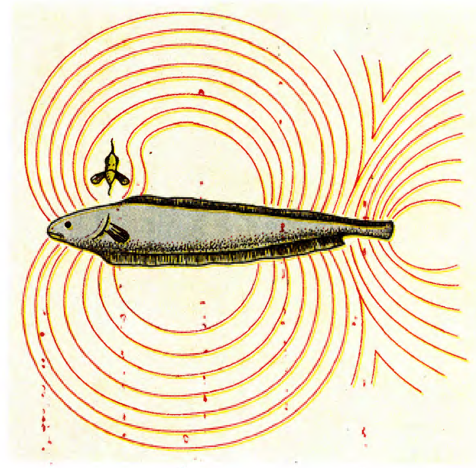
(Şekil 36.33). Onlar, aynı zamanda, kendi türünün diğer üyeleri tarafından yayılan elektriksel uyarılarıda alırlar; böyle bir yetenek türiçi iletişimi ve çiftleşmeyi sağlaması bakımından önemlidir. Zayıf elektrikli balıkların duyu organları, baş bölgesinden tüm vücuda ışınsal olarak yayılan, uzun, direnci düşük, içi jelimsi bir sıvı ile dolu kanalların kaide kısmında yer alırlar ve vücut üzerindeki tüm elektriksel alanları kontrol ederler. Bu almaçlar, akım akışındaki değişikliğe karşı son derece duyarlık gösteren, değişikliğe uğramış basit sinir hücreleridir. Bu durumda, balığın kendisi tarafından zayıf elektrik akımı üretilir ve daha sonra suya verilen akım, kanallarla almaçlara ulaşır.

Üçüncü grubun üyeleri pasif elektrik balıklarıdır. Bu balıklar basit olarak çevrelerini kontrol etmek için kendilerinin elektriğe duyarlı aygıtlarını kullanırlar. Köpekbalıklarının da yer aldığı bu hayvanlar, kendi avlarının sinir-kas aktivitesiyle yarattıkları küçük elektriksel alanları hissedebilirler. Avlarının kokusuyla saldırıya hazır duruma geçen bir köpekbalığı, kuma gömülmüş bir pisibalığını bir ya da birkaç metre mesafeden saptamak için kendi elektrik organını kullanabilir. Daha yüksek omurgalılar arasında sadece ördek gagalı memelilerin (*Ornithorhynchus anatinus*) elektrik duyu organına sahip olduğu bilinmektedir ve hayvan bu organı, avı saptamada kullanmaktadır.

Pasif ve zayıf elektrikli balıkların elektrik algılayan organları, birçok diğer balık ve birçok amfibide baş bölgesinden kuyruğa doğru vücudun yanlarında uzanan ve çoğunlukla da gözle görülebilen ufak kılların oluşturduğu bir hattan ortaya çıkmıştır. Bu kıllar, ***yanal organın* (*yanal çizgi*)** duyu almaçlarıdır ve su hareketlerine karşı (-özellikle yolundaki nesnelerin ve bireylerin oluşturduğu) duyarlık gösteren mekanoreseptörlerden oluşan bir sistemdir. Birçok tür, yakın bir alanda yer alan avı saptamak için bu kıllarını kullanır. Bu mümkündür; çünkü, yakında yer alan bir hayvanın hareketinin ürettiği "dalganın" göreceli olarak varış zamanı hareketin geldiği yönü kesinlikle belirtir- yani, dalganın ilk olarak vücudun sol ya da sağ tarafına çarpmasına ve baş ya da kuyruk yakınındaki kıllara dokunmasına ve gelen hareketin derecesine göre. Bu kılların rezonansı, hayvanın avının ürettiği su altındaki dalgaların frekansı ile çok iyi bir şekilde uyuşur. Bu av diğer bir balık (nispeten düşük frekanslı dalga meydana getirir) ya da çok küçük bir plankton (bunların meydana getirdiği dalga titreşimleri 40 Hz civarında yoğunlaşır) olabilir.

Magnetik duyu Çeşitli organizmalar, yeryüzünü içine alan magnetik alana karşı duyarlıdırlar. Dünyanın iç kısmında (özünde) ergimiş olarak bulunan maddenin akışıyla ve daha az kapsamda olmak üzere atmosferdeki iyonların akışıyla meydana getirilen bu alan, yerden yere az ya da çok düzenli olarak değişir ve güneşte düzensiz olarak solar patlamaların meydana gelmesiyle oluşan yüklü partiküllerin yeryüzüne ulaşmasının da bu olaya katkısı vardır.

Magnetik alanı algılayan bakteriler (Şekil 36.34), kendi bünyelerinde, kendilerinin yerin magnetik alan hattıyla aynı konuda uzanmasını sağlayan magnetit (demir oksit) zincir sentezlerler. Bu hatlar, kuzey yarımkürede kuzeyden güneye doğru yönelmektedir; böylece, çamur içerisinde yaşayan, magnetit taşıyan birçok bakteri türüne, bu hatlar, içinde yaşadıkları durgun sularda ve bataklıklarda bakterilerin güneye doğru yönelmesi için yol gösterici olmaktadır. Magnetik alan hattının güneyden kuzeye doğru uzandığı Güney Yarımkürede ise, kutuplaşma tersinedir. En azından bir alg türü de magnetiti (de-



36.33 Zayıf elektrik yayan bir elektrik balığının elektriksel alanı
Yakındaki cisimler elektriksel alanı bozar. Elektriği daha iyi ileten cisimler, balığın vücudunun çevresindeki küçük bir alan içerisinde elektrik güç çizgilerini sıklaştırırken, elektriği az iletenler (burada, potansiyel av olan bir balık örneklenmiştir) bu elektrik güç çizgilerinin arasındaki mesafenin artmasına neden olur.



36.34 Magnetik alana yönelen bir bakterinin renkli fotoğrafı
Bu çamur içerisinde yaşayan organizmanın içinde bulunan soluk yeşil renkli magnetit kristal zinciri, organizmanın kendisini döndürerek dünyanın magnetik alan doğrultusuyla aynı hizaya gelmesine neden olur. Bakteri bölündüğü zaman herbir kardeş hücre, bir zincir alır.

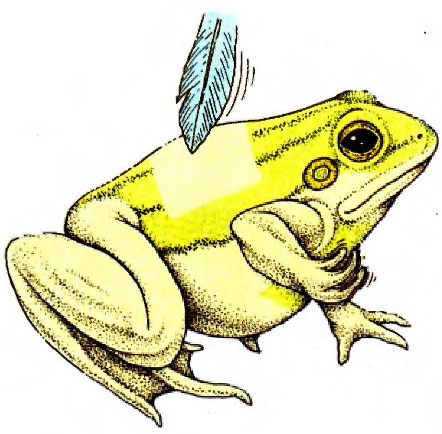
mir oksit) kullanmaktadır. Magnetik alana göre konum almanın bu çeşidi, büyük bir olasılıkla nesnelere yüklenen ilave ağırlıktan ortaya çıkmıştır: çamur içinde yaşayan çoğu bakteri, kendi ön uçlarında yoğun kristallere sahiptir. Bu ağırlık, ön ucun aşağı doğru yönelmesi için güç uygulamaktadır ve böylece yüzen bir bakterinin çamurlu zemine doğru gitmesini amaçlamaktadır. Canlı organizmalar tarafından sentezlenen en yoğun madde olarak bilinen magnetit, mükemmel bir ağırlığa sahip olacaktır ve zaman ilerledikçe bu kristallerden oluşan zincirin gelişmesi, bakterinin konum almasında oldukça etkin bir yol olarak işlev görecektir.

Davranışlarla ilgili olarak çalışmalar, diğer birçok organizmanın yerin magnetik alanını hissettiğini göstermiştir. Köpekbalıkları ve çoğu elektrikli vatoz balıkları kendilerinin elektriksel duyarlılıklarını, bu alanın yönünü saptamak için kullanırlar. Elektriksel alanı saptayabilen diğer hayvanlar arasında bal arıları, evcil güvercinler, çeşitli göç eden kuşlar, tuna ve som balıkları sayılabilir. Bu tip hayvanlarda böyle bir yeteneğin bulunmasının temeli henüz bilinmemektedir; fakat magnetit biriktirilen bölgenin, onların herbirinin sinir sistemleriyle yakın ilişki de olduğu bulunmuştur. Duyusal bilgilerin saptanması ve değerlendirilmesi ile ilgili olarak bildiklerimizi kullanarak yerin magnetik alanı ile kendisi aynı konumda olan bir magnetik kristalin fiziksel olarak döndürüldüğünü ya da magnetik kristal zincirini taşıyan bir kılın büküldüğünü anlayabiliriz; mantıksal olarak bu durum, zar geçirgenliğini değiştirecek ve bize yararlı işaretler sağlayacaktır. İnsan türünde, magnetik alanı algılama ile ilgili kayıtlara karşın bu görüşü doğrulayacak çok sayıda güvenilir testler, muntazam olarak yapılmamıştır. Bu fazla sürpiz olmayabilir: tekrar tekrar gördüğümüz gibi, duyu yeteneği bir hayvanın gereksinmelerine göre ortaya çıkma eğilimindedir. Bizim türümüz, düzenli olarak çok uzak mesafelere göç etme özelliğini göstermediğinden, bu şekilde bir yön bulma duyusu evrimleşmesinin hiçbir zaman seçici avantajı olmayacaktır.

DUYUSAL SÜREÇLER VE BEYİN

Bir duyu almacı uyarıldığında, onun aldığı bilgi, merkezi sinir sisteminin o duyu ile ilgili ayrılmış kısmına taşınmalıdır ve sonra da bu bilgi işlenmelidir. Almaçlar, duyu nöronları, ara nöronlar ve beyin hücrelerinin oluşturduğu ağ, çok karmaşık ve kesin bir düzene sahiptir. Bu ağı ve bir organizmanın gelişim süreci içerisinde onun nasıl meydana geldiğini anlamak için aktif ve ilginç alanlar çalışılır.

Kendilerine özgü belirli bir bilgi çeşidi taşımakla görevlendirilmiş ilk aksonların, embriyonik gelişim sırasında kendilerine uygun hedeflerini "nasıl buldukları" henüz çok iyi anlaşılmamıştır. Gelişim sırasında, duyu nöronlarından gelen aksonların sonlanacakları yeri, kendilerinin "bildikleri" görülmektedir. Gerçi, yapılan deneylerde bir bölgeden alınıp başka bir bölgeye nakledilen almaçların gelişim sırasında çoğunlukla, transplantasyon yapılmadan önce beyin içerisinde tespit edilmiş olan kısma aksonlarını gönderdikleri otaya çıkmıştır. Ayrıca, beyin bu almaçlardan gelen bilgiyi sanki orijinal yerleşim yerinden geliyormuş gibi yorumlamaktadır. Örneğin, yeterince gelişmiş bir kurbağa larvasının (iribaş) sırt kısmından alınan ve dokunma almaçlarını taşıyan deri parçası onun karnından alınan parça ile değiştirilirse, ergin kurbağanın sırtındaki deri uyarıldığında kurbağa karın kısmını kaşıyacaktır (Şekil 36.35). Bu deney duyarlılığın merkezi sinir sistemi üzerine bağımlılığını vurgulamaktadır: ge-



36.35 Elektrik teliyle uyarılan kurbağa
Utah Üniversitesinden Marcus Jacobson ve arkadaşları tarafından hazırlanan bir deneyde bir kurbağa larvasının sırt kısmından alınan deri parçası, karın kısmından alınanla yer değiştirmiştir. Bu iki yama, orijinal renk desenlerini alıncaya kadar gelişimleri sürdürmüş ve merkezi sinir sistemindeki orijinal hedef hücrelerine sinir aksonlarını göndermişlerdir. Sonuç olarak, ergin bireyin sırtındaki daha önce nakledilmiş olan yama uyarıldığında, kurbağa otomatik olarak, karın kısmında orijinal olarak yamanın büyüyüp gelişmeye başladığı yeri kaşımaktadır.

len aksiyon potansiyelinin yorumlanması, onları taşıyan aksonların daha önceden beyinde sonlanacakları yerin belirlenmiş olmasına dayanır, yani dışarıdan gelen gerçek uyarılara ya da impusların özel kalitesine göre yorumlanmaz.

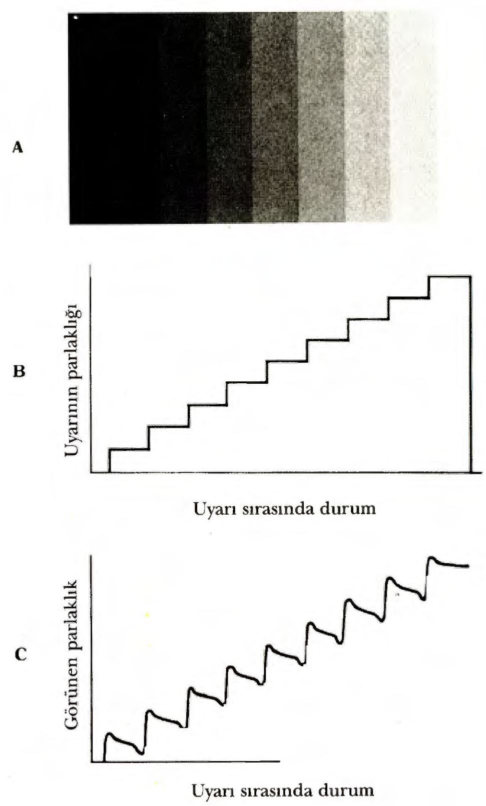
DUYUSAL SÜREÇLER

Yüz milyonlarca sinir, beyine, doğru olarak nasıl bağlandığına ilişkin soru yanıtlanacak olarak beklenmesine karşın, biz merkezi sinir sistemine ulaşır ulaşmaz, bir bilginin uygun bir şekilde geliştirilmesinin nasıl gerçekleştirildiğini anlamaya çalışacağız. Bununla ilgili önemli gelişmeler, ilkel bir omurgasız hayvan olan atnalı yengeci, *Limulus*'la yapılan çalışmalardan gelmiştir. Burada elde edilen prensipler, diğer incelenecek herhangi bir organizmanın bilgiyle ilgili süreçlerini anlamada anahtar olarak işlev görmüştür.

Lateral inhibisyon *Limulus*'un bileşik gözünün, kendi ortamından resimleri nasıl alıp ve beynine nasıl naklettiği konusunda çalışmalar yapılırken, H. K. Hartline ve onun Rockefller Enstitüsü'ndeki çalışma arkadaşları, bir ommatidiyum içerisinde bulunan almaçların aktivitesinin diğer ommatidiyumlardaki almaçların davranışı üzerinde çok belirgin bir etkiye sahip olduğunu keşfettiler. Karanlıkta almaçlar yavaş fakat düzenli bir hızda impuls çıkarırlar. Tek bir ommatidiyum ışıklandırıldığı zaman onun almaçlarını beklendiği gibi, daha hızlı bir şekilde impuls çıkarmaya başlar; ancak aynı zamanda komşu ommatidiyumlardaki almaçlar, onların komşularının aktiviteye sevk edilmesiyle inhibe olurlar ve komşu ommatiduyumlardaki almaçlar daha sesiz kalırlar. Bu olay lateral inhibisyon olarak bilinir. Net sonuç, resmin nakledilmesinde ortaya çıkar, aydınlık ve karanlık arasındaki zıtlık kenarda artırılmıştır: uyarılan almaçların yanında yer alan tüm hücreler, kendilerinin düşük basal hızla meydana getirdikleri impuls üretimini sonlandırmışlardır.

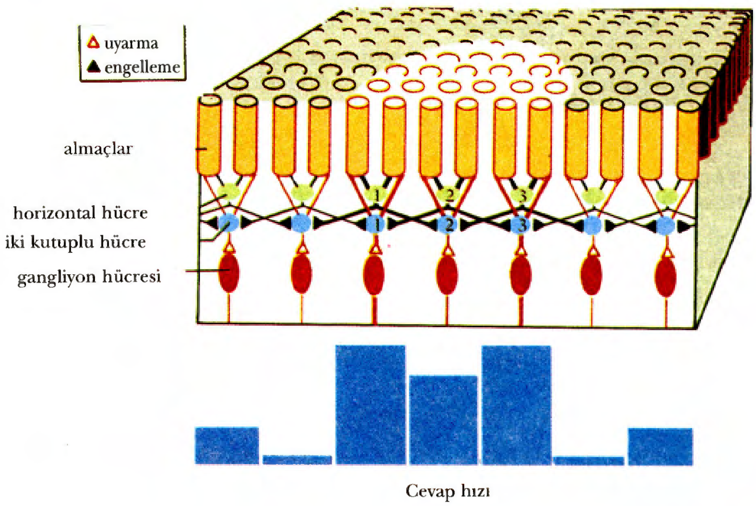
Hartline ve onunla birlikte çalışanlar, lateral inhibisyon olayının ya da onun bir eşdeğerinin insanıda içine alan birçok hayvanda büyük bir olasılıkla işlev gördüğünü, hemen anladılar. Bunu izleyen araştırmalar, tahminlerinin doğru olduğunu göstermiştir; bu tür bir strateji üzerinde çalışılan her hayvanın (omurgalılarda almaç hücreleri, birbirleriyle doğrudan etkileşim halinde olmamalarına karşın) görme ile ilgili donamınında rastlanmıştır. Bu, Mach şeritleri olarak çok iyi bilinen şaşırtıcı optik yanılgının nedenini açıklar: bu olayda, grinin farklı tonlarına sahip iki alan arasındaki kontrastlık, kenar kısmında artırılmıştır; daha açık alanın kenarı, o alanın geri kalan kısmından daha soluk olarak görülmektedir, oysa daha koyu alanın birleştiği sınır gri kalan kısımdan daha koyu görülmektedir (Şekil 36.36). Lateral inhibisyonun etkisi, sadece optik yanılgı yaratma ile sınırlı değildir, çevredeki ince ayrıntıları seçip kuvvetlendirmeye hizmet eder, aksi taktirde bu ayrıntılar gözden kaçabilir.

Omurgalıların retinasında yer alan hem horizontal hücreler hemde amakrin hücreler, lateral inhibisyon olayında aktif rol oynarlar[1]. Birçok türde, horizontal hücreleri bipolar hücrelerle, onlarda gangliyon hücreleriyle sinaps yapar. (Diğer türlerde, horizontal hücreler fotoreseptörlerin kendisiyle sinaps yapar). Gangliyon hücreleri, görme ile ilgili bilgileri beyine gönderirler (Şekil 36.37). En basit



36.36 Eşleştirme bantları
Lateral inhibisyon, eşleştirme bantları olarak bilinen bir durumun ortaya çıkmasına neden olur. Bu bir seri gri şeritin (A), herbirinin gerçek parlaklığının diğerleriyle olan ilişkisi (B)'de; algılanan parlaklıkla ilişkili grafik ise (C)'de gösterilmiştir. İki şerit arasındaki sınırda, açıklık ve koyuluğun, olduğundan daha abartılı olarak algılandığı açıktır, ve bu göz yanılmasında, herbir şeritin sağ kenarı daha koyu görünmektedir.

[1] Anlaşılması kolay olsun diye, bu tartışmada sadece horizontal hücrelerin aktivitesi üzerinde durulmuştur.



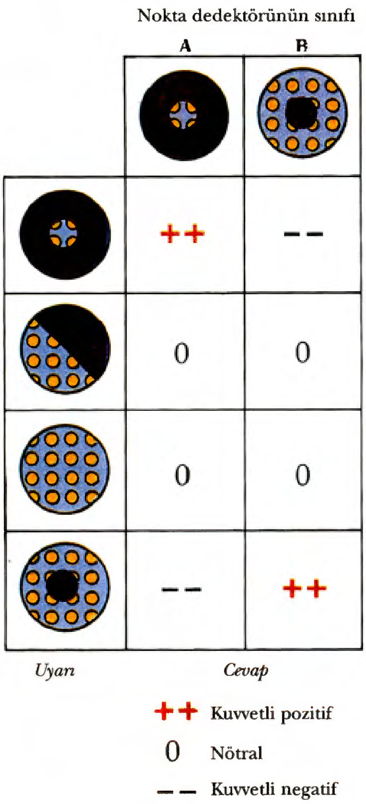
36.37 Omurgalı hayvanların retinasındaki lateral inhibisyon
Bipolar (iki kutuplu) hücreler, birkaç almaçtan (burada herbir bipolar hücre için yalnız iki tane almaç gösterilmiştir) impuls alır ve gangliyon hücrelerini uyarır; gangliyon hücreleri birleşerek birlikte optik siniri meydana getirir. Herbir horizontal hücre de birkaç almaçtan impuls alır ve komşu bipolar hücrelerle inhibe edici sinaps kuran aksonlar gönderir; ve onların maksimum olarak uyarılmasını engeller; bu durum lateral inhibisyon olarak bilinir. (Karışıklığı engellemek için, omurgalı retinasının bir bölümünü oldukça şematik olarak gösteren bu şekilde, amakrin hücreler çıkartılmıştır.)

Lateral inhibisyonun çalışması, altı adet almaç hücresi üzerine düşen ışık lekesinin değerlendirilmesiyle bu diyagramdan görülebilmektedir. Çeşitli sinir liflerinin aktivitesi, diyagramda, onların nispi genişlikleriyle gösterilmiştir; yani en fazla genişliğe sahip olan en yüksek aktivite göstermektedir. Almaçlardan gelen impluslarla uyarıldıklarında, bipolar hücre1 gangliyon hücresini ateşler; fakat horizontal hücre 1, kendisinin sol tarafında bulunan bipolar hücreyi inhibe eder; böylece onun uyarı çıkarma hızının bazal seviyenin altına düşmesine neden olur, ve aynı zamanda kendisinin sağında bulunan bipolar hücre 2'yi de inhibe eder. Yalnız tek bir komşu hücre tarafından inhibe olunduğunda bipolar hücre 1, bipolar hücre 2'den daha güçlü implus çıkarır; çünkü, bipolar hücre 2'de almaçlardan gelen impulslarla uyarılmaktadır; fakat horizontal hücre 1 ve 3 tarafından inhibe edilmektedir. Bipolar hücre 1 gibi bipolar hücre 3 de sadece tek bir komşu horizontal hücre tarafından inhibe edilmektedir; böylece o, bipolar hücre 2'den daha güçlü implus çıkarmaktadır. Diyagramın altında, gangliyon hücrelerinin cevap hızının gösterildiği diyagramda da yansıtılan bu tipteki bir lateral inhibisyon, omurgalı retinasının bir sınır boyunca uzanan aydınlık ve karanlık arasındaki farklılığı nasıl artırdığını açıklamaktadır. Işıklandırılmış alanın hemen dış kenarında bulunan hücreler inhibe olurlar fakat uyarılmazlar ve kendi bazal hızlarının altında impuls çıkarırlar; böylece görüntü alanının onlara ait olan kısmı, olduğundan nispeten daha karanlık olarak kaydedilir. Işıklandırılmış alanın hemen iç tarafındaki hücreler, merkezdekilere göre bir kaç komşu hücre tarafından daha fazla inhibe edilirler; görüntü alanının onlara ait olan kısmı merkeze doğru yer alanlara göre daha aydınlık olarak görülür. Lateral inhibisyonun bu stratejisi, hem omurgasızlarda hem de omurgalılarda görme dünyasının çeşitli özelliklerini şifrelemede işe yaradığı saptanmıştır.

durumda, bir gangliyon hücresi, küçük bir grup almaç üzerine düşen ışıkla (bipolar hücreler aracılığıyla) uyarıldığından ve çevrede yer alan almaçlar ışıkla inhibe edildiğinden, gangliyon hücresi, çevresi karanlıkla çevrilmiş küçük bir ışık noktası ile aktive edilen almaçlara karşı, en iyi yanıt verir. Gangliyon hücresi ve onun yakından ilişki kurduğu horizontal, bipolar ve amakrin hücrelere genellikle ***nokta dedektörü*** (***spot detector***) adı verilir (Şekil 36.38).

Nokta dedektörünün ikinci grubu, parlak zemin üzerinde küçük bir koyu noktanın bulunması olayında olduğu gibi zıt durumlara karşı yanıt vermek üzere donatılmıştır. Sonuç olarak, retina üzerine düşen resim, açık ve koyu noktaların bir modeli şeklinde soyutlanarak beyine gönderilir.

Diğer olaylar, retina içerisinde bilindiği şekliyle devam eder. Benzer döngüler, komşu koni hücrelerinden gelen bilgileri karşılaştırarak renklerle ilgi bilgiyi kodlarlar. Koni hücreleri çok genel olarak ayarlandıklarından, böyle bir karşılaştırma yapılması gereklidir (Şekil 36.24). Örneğin, mavi ışığa duyarlı bir koni hücresinin çok küçük bir hiperpolarizasyonun etkilemesi, soluk mavi ışığa ya da parlak yeşil ışığa işaret edebilir. Bu belirsizlik, mavi ışığa duyarlı koni hücrelerinin cevabının, bu hücrelere komşu olan yeşil ışığa duyarlı koni hücrelerinin cevabı ile karşılaşıtırılması ile çözülür: eğer yeşil koni hücresi uyarılmamışsa, ışık yeşil olamaz. Üç çeşit koni hücresinin verdiği cevapların oransal durumunun birlikte ele alınması, gelen ışığın dalga boyunu doğru olarak belirlerler; böylece bizim renge karşı duyarlılığımızın temelini oluşturur. Çok genel olarak belirli ışıklara ayarlanan iki almaçtan gelen bilgilerin bu şekilde karşılaştırılması olayına ***antagonistik değerlendirme*** (***opponent processing***) adı verilir; ve az önce açıklandığı gibi renk belirlemenin mekanizması antagonistik renk değerlendirmesi olayı olarak bilinmektedir. Onun zıtlık karşılaştırması yapma stratejisi, hemen hemen her zaman kullanılmaktadır; örneğin sinir sistemi, eklem açılarını (Şekil 36.3) ya da sesin tonunu (Şekil 36.29) ölçtüğü zamanda olduğu gibi. Gerçektende omurgalılarda ve omurgasızlarda duyu ayırımının hemen hemen her türünde bu strateji benzer şekilde kullanılmaktadır.



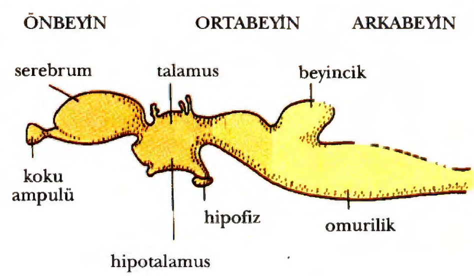
36.38 Nokta dedektörlerinin iki çeşiti
Gangliyon hücreleri, retinadaki birkaç sınıfa ait almaçlar üzerine ışık düştüğünde derhal cevap verirler; nokta dedektörlerinin belirli iki sınıfı (onlardan herbirinin onaltı almaç hücreden oluştuğu bu diyagramda gösterilmiştir, ayrıca diyagramda gösterilmeyen bipolar horizontal ve amakrin hücreler ile tek bir gangliyon hücrede vardır) kabül alanı içindeki ışık noktasına cevap verirler. Nokta dedektörünün ilk sınıfı (A), kendi kabul alanının merkezine ışık noktası düştüğü zaman çok güçlü olarak uyarılır; ve kabul alanın dışındaki almaçlar üzerine ışık düştüğü zaman inhibe edilirler. Bu, tabloda verilen cevapların spektrumunda görülebilir; spektrumda, ışık düşmesine karşı verilen kuvvetli pozitif cevaptan (++) nispeten nötral cevaba (O) ve merkezdeki almaç hücreler üzerine fokuslanmış karanlığa karşı gösterilen çok güçlü negatif cevaba (– –) kadar değişir. İkinci grup (B), tamamıyla zıt yönde cevap verir.

OMURGALI BEYNİNİN EVRİMİ

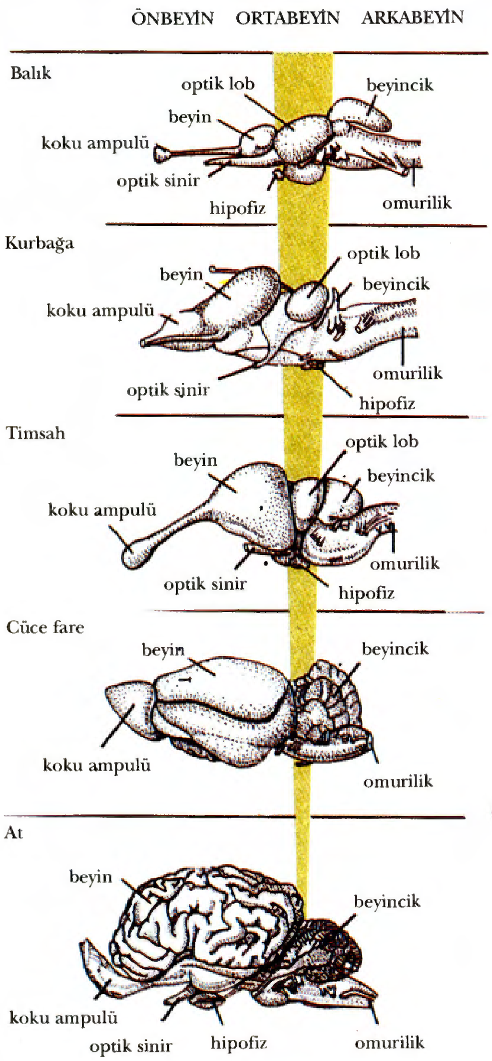
Omurgalıların retina gibi duyu organlarından gelen bilgi, beyine ulaşmadan önce, çoğunlukla bazı işlemlerden geçer. Beyine geldiğinde, bilgi bir takım işlemlerden daha geçerek, orijinal duyu girdisinin gittikçe artan soyut bir türevi şekline dönüşür. Aynı zamanda beyin, kendisine ulaşan bilgileri sürekli olarak işleyen ve organların koordinasyonu ve kontrolünü de yapan bir organdır. Bu muhteşem nöral kompütür, nasıl organize olmuştur ve nasıl gelişmiştir?

İlkel balıklardan insana kadar omurgalı embriyolarının kısmen gelişmiş beyinlerinin karşılaştırılması, omurgalı beyinleri arasındaki yapısal benzerlikleri ortaya koyar: bu beyinlerin hepsinde, uzunlamasına sinir şeritinin ön ucunda üç tane düzensiz şişkinlik vardır. Daha ileri omurgalılarda bu üç bölge, gelişim döneminde çok fazla değişiklik geçirir; duvarlarında ayrıca kalınlaşmış alanlar ve diğer kısımlarında dışa doğru gelişen belirgin çıkıntılar görülür. Bu değişikliklere karşın beynin başlangıçtaki üç bölümü, insanı da içine alan en ileri omurgalılarda bile halen tanınabilir. Bu üç bölüm ***ön beyin, ortabeyin*** ve ***arka beyindir*** (Şekil 36.39).

Omurgalıların beyni, omuriliğin merkezi kanalıyla bağlantılı olan ve karıncık olarak bilinen bir seri odacık içerir. Bu kanal ve karıncıklar, karıncıkların iç yüzünü astarlayan epitel hücreleri üzerindeki siller sayesinde dolaşımı sağlanan beyin-omurilik sıvısı (serab-



36.39 Omurgalı beyninin genel bölümlerinin şeması



36.40 Omurgalılarda ortabeynin ve önbeynin oransal büyüklüklerindeki evrimsel değişme
Bu evrimsel sıralamada, ortabeynin oransal büyüklüğünün çok belirgin olarak azaldığı; önbeyninki ise çok önemli derecede artış gösterdiği görülmektedir.

rospinal sıvı) içerirler. Hem beyin hem de omurilik *meninges* adı verilen üç tane koruyucu zarla sarılmıştır. Bunlardan pia en içte yer alan zar olup beyin ve omuriliğin yüzeyini sarar; çok ince olan arachnoid pianın hemen üzerinde yer alır; dura ise diğer iki zarı kafatasının iç yüzeğinden ve omurgadan ayırır. Bu üç zar arasındaki alan, sinir dokunun zedelenmemesi için bir yastık görevi yapan beyin-omurilik sıvısı ile doldurulmuştur. Beyin evriminin çok erken evrelerinde, omurgalı beyni, daha sonraki evrimsel eğilimler için basamak teşkil eden değişiklikler geçirmiştir:

1. Arka beynin ventral kısmı olan ***omurilik soğanı***, nefes alıp verme ve kalp atışı gibi, bazı iç işlevlerle ilgili otonom ve somatik yollar için kontrol merkezi olarak özelleşmiştir; aynı zamanda omurilik ve beynin daha önde yer alan kısımları arasında bağlayıcı alan olarak hizmet görür. Buna ek olarak, arka beynin ön dorsal kısmı genişleyerek ***cerebellumu*(*beyincik*)** meydana getirmiştir. Beyincik, denge ve kas koordinasyonu ile ilgili bir yapıdır (bak. s. 1021).
2. Orta beynin sırt kısmı ***optik loblar*** olarak özelleşmiştir ve görme merkezi optik sinirlerle yakın ilişki kurmuştur.
3. Ön beyin, ***cerebrum*** (***büyükbeyin***) ve onun çok belirgin koklama ampüllerinin yer aldığı bir ön bölge ile ***talamus** ve **hypotalamus***un oluşturduğu bir arka bölgeye bölünmüştür.

Beyincik, birçok hayvanda ve özellikle daha ayrıntılı kas kontrolu gerektiren iri vücutlu hayvanlarda daha iri ve daha karmaşık hale gelmiş ise de, evrimsel süreçte arka beyinde çok az değişiklik ortaya çıkmıştır. En belirgin evrimsel değişme ortabeynin öneminde ve oransal büyüklüğündeki küçülmeye paralel olarak, serebrumun öneminde ve büyüklüğündeki sürekli artış olmuştur (Şekil 36.40).

Çeşitli türlerin beyinlerinin karşılaştırılması yapılmak suretiyle omurgalı beyninin evrimsel gelişimi yeniden canlandırılabilir: büyük bir olasılıkla paylaşılan yapılar, ortak evrimsel mirası gösterecektir. Balık, amfibi, sürüngen ve memelileri karşılaştırdığımız zaman, oldukça uygun bir tablo ortaya çıkar.

İlk olarak, atasal serebrum (büyük beyin), temel olarak koku alımı ile ilgili küçük ve pürüzsüz yalnız bir çift şişkinlik halindeydi. Omurilikte olduğu gibi, gri madde (hücre gövdeleri ve sinaps bölgeleri) çoğunlukla içte yer almaktaydı. Sinapslar daha çok, beynin daha gerideki kısmı ile koklama ampülleri arasında bilgi aktarımı yapmak üzere işlev görüyordu; beyinde, alınan bilgilerin işlenmesi ya çok az ya da hiç olmuyordu. Sinapslar, büyük ölçüde, koku ampülleri ile beynin daha geride yer alan kısımları arasında nakledicilik görevi görmekteydi, serebrumda duyu ile ilgili bilgilerin işlenmesi ya hiç olmuyordu ya da çok azdı. Gri madde daha yoğun olmasına karşın günümüzde yaşayan birçok balığın serebrumu, bu nakledici istasyonluk özelliğinden çok az ileri gitmiştir. Atasal balıklardan evrimleşerek ortaya çıkan amfibilerde, gri madde kısmında genişleme ve nöronlar arasındaki sinaps sayılarında da çoğalma vardır. Artık serebrum sadece bir nakledici istasyon olarak görev görmemekteydi; beynin çeşitli duyusal alanlarında kendisine gelen impulsları değerlendirme (işleyerek yorumlama) merkezi olarak işlev görmekteydi. Gri maddenin büyük bir kısmı, başlangıçta içeride yer aldığı konumundan çıkarak, yavaş yavaş dışarıya doğru hareket edip serebrumun yüzeyine kadar gelmiştir. Bu üzey tabakası, ***cerebral cortex*** olarak bilinir.

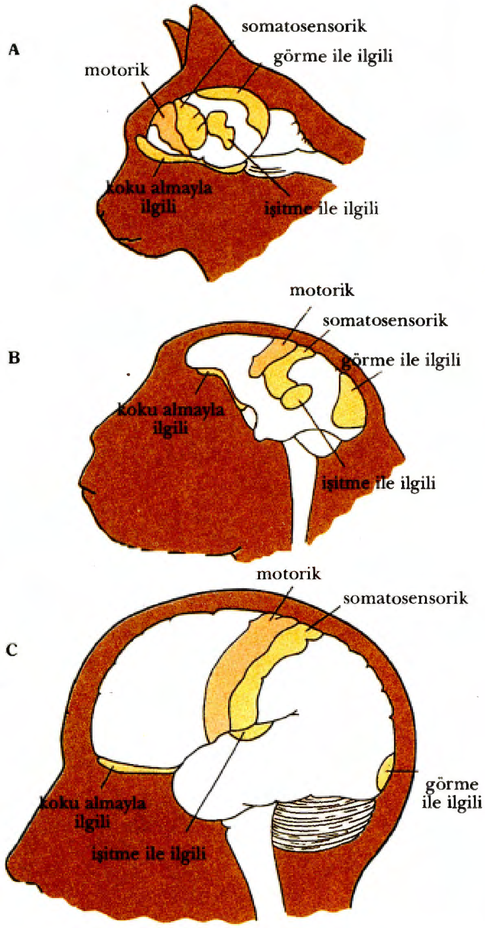
Bazı daha ileri sürüngenlerde ***neocortex*** (neopallium) adı verilen korteksin yeni bir bileşeni, serebrumun ön yüzeyinde bir noktada belirmiştir. Bu tip sürüngenlerden köken alarak ortaya çıkan memeliler, en fazla gelişmiş neokortekse sahiptirler. Hatta ilkel memelilerde bile neokorteks, ön beynin büyük bir kısmını örten bir yüzey tabakası oluşturmak üzere genişlemiştir. Bu demek değil ki, atasal beynin eski korteks kısmı indirgenmiştir; eski korteks, oransal büyüklüğünde aşırı derecede artış gösteren neokorteksin içine doğru basitçe itilerek içeri konumda kalmıştır.

Vücudun tüm kısımlarını ve tüm duyularını kapsayan motorik ve duyusal işlevler için ana koordinasyon merkezi olan neokorteks hem kendi büyüklüğündeki oransal artışlar ve hem de katlanmak suretiyle kendi yüzey alının artırmıştır; böyece beynin diğer kısımları üzerinde, gittikçe daha baskın olmaya başlamıştır. Orta beyin, ilkin omurgalılarda ana kontrol merkezi olmuştur. Ön beynin talamus kısmı ana koordinasyon merkezi olduktan sonra, önce bu işlevi orta beyin ile paylaşmış, daha sonra baskın duruma geçmiştir. Nihayet, neokorteksin ortaya çıkması ve birçok kontrol işlevini hem orta beyinden hem de talamustan daha önce elde etmesiyle orta beyin, arka beyin ile ön beyin arasındaki küçük bir bağlantı hattı olarak kalmıştır; orta beyin, bir çok bilinçaltı mekanizmalar ve bazı basit görme işlevleri için kontrol merkezi olarak kalmıştır; aynı zamanda heyecanın kontrolünde temel rol oynama görevinide sürdürmektedir.

En basit beyin ve en küçük serebruma sahip omurgalı hayvan olan balıklardan başlayarak amfibi, sürüngen ve memelilere uzanan hatta beyin büyüklüğünde ve karmaşıklığında artış olmasına karşın omurgalı beyninin geçirmiş olduğu evrimsel süreçte herbir organizma grubunun beyninin günümüzdeki mevcut durumları ile aynı yapıya sahip olduğuna işaret etmez. Aksine, balık beyni amfibilerin ortaya çıkmasına kadar evrimsel gelişimine devam etmiş ve keza aynı şekilde amfibilerin merkezi sinir sistemi, sürüngenlerin uyumsal dallanma geçirerek kendi evrimsel hatlarına yerleşmelerine kadar evrimsel gelişimine devam etmiştir. En ilkel omurgalı hayvan beyni genellikle balıklarda bulunmasına karşın, özellikle zayıf elektrikli balıklar gibi bazı günümüz balıklarının beyni nispeten büyük ve karmaşıktır. Günümüzde yaşayan omurgalı hayvan türlerinin beyinlerinin büyüklüğü ve karmaşıklığı, onların filogenetik statülerinden daha çok herbir türün yaşam tarzının karmaşıklığı ile belirlenmiştir.

Daha karmaşık davranış şekillerine karşı, omurgalı hayvanların beyni evrimsel süreçte, birkaç form kazanarak yanıt vermiştir. En belirgin değişiklikler, el kullanmayı gerektiren özelleşmiş davranışlar için beyinde yer alan alanlarda olmuştur. Örneğin, zayıf elektrik çıkaran balıklarda hayvanın kendisini çevreleyen elektriksel alandan, -yani, kendi türünden bireylerin ve avların yerlerini saptama ve belirlemede kullandığı alan- gelen bilgilerin analizinden sorumlu alan, büyük ölçüde genişlemiş ve daha belirgin olarak bölümlere ayrılmıştır. Buna zıt olarak, zayıf elektrikli balıkların beyinlerindeki görme alanı büyük değildir.

Omurgalı hayvanların beyinlerindeki özgül alanların hacmi arttıkça onların içerideki organizasyonları daha karmaşık hale gelmektedir. Beyin alanlarıyla ilgili bu evrimsel ilerlemenin başlaması, yapısal değildir: bu değişikliğe uğramamış alanlardaki nöronlar, tüm alan içerisine yayılmıştır. Orta derecede özelleşme gösteren beyin alanlarında ise nöronlar ***çekirdekler*** (***nuclei***) şeklinde gruplandırılmıştır, bu çekirdeklerde hücre gövdeleri ve dendritler merkezde, akson-



36.41 Memelilere ait üç hayvanda, beyinde duyusal ve motorik işlevler için ayrılmış alanların oranları (A) Kedilerde duyusal (sarımsı kahverengi) ve motorik (pembe) alanlar korteksin büyük bir kısmını oluşturur. (B) Maymunlarda korteksin yorumlama yapmaya ayrılmış alanları (beyaz) kedidekinden çok daha büyüktür. (C) İnsanda, duyusal ve motorik alanlar, korteksin oransal olarak küçük bir yüzdesini işgal eder; kortikal alanların büyük çoğunluğu yorumlama yapmaya ayrılmıştır. Sadece, görme ile ilgili primer alan gösterilmiştir; Şekil 36.49'da göreceğimiz gibi, daha karmaşık yorumların ve işlemlerin yapıldığı yer olan ikincil alanlar, kortekste daha büyük alanları işgal ederler.

lar çevrede yer alırlar. İçeriye bilgi getiren ve dışarıya bilgi taşıyan bu aksonlar, bir çekirdekten sinir yolundaki bir diğer çekirdeğe sevk edilmişlerdir. Çok daha iyi gelişmiş alanlardaki bu çekirdekler, daha alt bölümlere bölünmüş ve hemen hemen bir bölge halini alan ***laminationları*** (***levhaları***) meydana getirmiştir. Bu levhalar içerisinde, akson ve hücre gövdelerinin artarda geldiği gevşek tabakalar yer alır. En iyi özelleşme gösteren beyin çekirdekleri, oldukça sıkı bir şekilde tabakalanmış yapıya sahip olup, hem tabakaların içerisinde ve hem de tabakaların arasında çok düzenli bir şekilde bağlanma tarzı vardır. Memelilerin oldukça fazla tabakalanmış görme ile ilgili korteks kısmını incelediğimizde göreceğimiz gibi, bu yapısal strateji, kompleks sinaptik organizasyonu ve bilgi işlenmesini olası kılar.

Memelilerde kortikal alanlardaki artış, kortekste tam anlamıyla duyusal ve motorik işlevlere ayrılmış bölümün nispi büyüklüğünde bir indirgenmeyle sonuçlanmıştır. Önem, arkadaş alanlar ilave etmek yerine, farklı duyu sistemlerinden gelen bilgileri birleştiren hafıza oluşturan ve depolama işlevi gören alanlar üzerine kaydırılmıştır. Bunlar, daha esnek ve daha karmaşık davranışları yapabilmeyi olası kılar. İnsan beyni, bu gidişin en aşırı uçtaki örneğini sunmaktadır (Şekil 36. 41).

MEMELİLERİN ÖNBEYNİ

Omurgaların beyin işlevleri ile ilgili bilgilerimizin çoğu sıçanlar, kediler, maymunlar ve şempanzeler üzerinde yapılan çalışmalardan elde edilmiştir. İnsan beyni hakkında bile önemli miktarda bilgi toplanmıştır; bu bilgilerin çoğu beyin ameliyatları sırasındaki elektriksel uyarılardan, tümörlerin ve tesadüfi beyin hasarlarının etkilerinin gözlemlenmesinden elde edilmiştir. Daha önce görmüş olduğumuz gibi, memelilerin ön beyni talamus, hipotalamus ve serebral korteksten meydana gelmiştir.

Talamus Talamus (Şekil 36.42A) aşağı omurgalılarda duyu-tamamlayıcı ana merkezdir; daha yüksek (ileri) omurgalılarda, serebruma giden yol üzerindeki duyu geçiş istasyonunda büyük bir kısmı kaplamıştır ve bu kısımda oldukça kompleks duyu tamamlama olayları gerçekleşir. İnsanda bile talamus duyu-bütünleyici işlevine devam etmesine karşın, hafızanın oluşmasıyla çok yakından ilişkisi vardır.

Talamus aynı zamanda, ***reticular sistem*** (***ağ sistemi***) (Şekil 36.42A) olarak bilinen son derece önemli sinirsel oluşumun kısımlarını içerir. Bu yapı, birbirleriyle çok yoğun bir şekilde bağlantı kuran nöronların oluşturduğu bir ağ olup, omuriliğin beyin kökünden orta beyin ve talamusa kadar uzanır. Beynin daha yukarıdaki merkezlerine giden her duyu hattı, retikular sisteme yan dallar gönderir; aynı şey aşağıya doğru inen duyu yolları için de geçerlidir. Böylece, retikular sistem, beyine giren ya da beyni terk eden her bilgiyi "dinleyebilmektedir." Retikular sistem, aynı zamanda, kendi bünyesinden çıkan birçok büyük sinir telini korteksteki, beyin kökündeki ve omurilikteki alanlara gönderir.

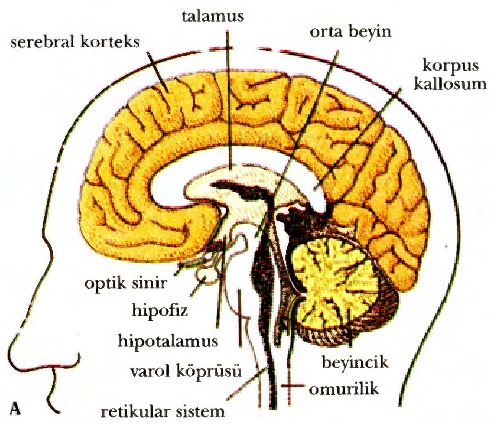
Retikular hücrelerden elde edilen birçok mikroelektrot kayıtları sistemin nöronlarının çoğunun, nispeten özelleşmemiş olduğunu ortaya koymaktadır: Yani tek bir nöron, ayaktaki ağrı duyusu almaçlarının uyarısına, el üzerindeki dokunma almaçlarına, kulaktaki işitme almaçlarına ve retinadaki ışık almaçlarına yanıt verebilir. Beynin diğer kısımlarının temel işlevinin hassaslaşma ile ilgili olduğu görülmektedir-yani, beynin diğer kısımlarının işlevleri, ya da yerleşim yeri ne olursa olsun duyu almaçlarından gelen uygun uyarıları üzerinde

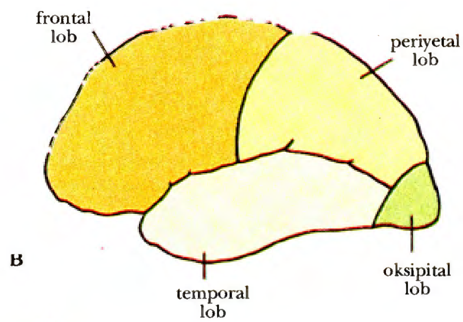
özelleşmiştir. Retikular sistem, beynin harekete geçirici sistemi olarak, uykudan uyandırıcı sistem olarak ve çevredeki bazı değişiklikler üzerine hayvanın dikkatinin yoğunlaşmasını sağlayıcı sistem olarak iş görür. Bu uyumsal yanıt, çevredeki bir predatöre karşı, olası bir eşe karşı ya da yiyeceğe karşı her an hayvanın hazır olmasını garanti altına alır. Karanlık, oldukça sessiz bir odada uykuya dalındığında duyu almaçlarından retikular sisteme çok az sayıda uyarı gideceği ve böylece beyin daha az canlı (uyanık) tutulacağı doğaldır. Uyku haplarının içinde bir zamanlar kullanılan barbituratlar, retikular aktive edici sistemi engellerler ve böylece derin uykuya dalmayı kolaylaştırırlar. Retikular sistemin harap edilmesi, beynin duyusal uyarılara karşı yanıt verme yeteneğini askıya alır ve daimi koma durumu ortaya çıkar.

Bununla birlikte, retikular sistem hayvanları gelişi-güzel canlı (uyanık) tutmaz. Bu sistem dışarıdan gelip kortekste işlenecek bilgileri kortekse uzanan yol üzerinde seçerek çoğaltır ya da engeller. Çok gerçek anlamda, retikular sistem hayvanın daha çok neyin farkında olabileceğine "karar verir" -yani o, dikkatin daha çok sese mi, hayvanın kendi dokunma almaçlarına mı ya da bunun tersine mi, verileceğine karar verir. Böyle bir ayıklama gereklidir. Çünkü, çoğu hayvanın beynine yüzmilyonlarca duyu almacından sürekli olarak bilgi akmaktadır ve bu bilgilerin bir kısmı konudışı bilgidir. Beyin, herhangi bir zamanda, bu materyalin küçük bir bölümü ile bile ilgilenecek kapasiteye sahip değildir. Ayıklama olayının bir kısmı gerçekte çevresel olarak yapılır, bu olayda retikular sistem, inhibe edici impulslar göndererek, dışarıdan gelen uyarılar merkezi sinir sistemine ulaşmadan önce engellenir. Retikular sistem aynı zamanda korteks tarafından yaratılan motorik emirlerin bazılarının şiddetini artırarak, diğerlerinin şiddetini zayıflatmak suretiyle bu emirleri değiştirebilme yetenğine sahip olduğu görülmektedir.

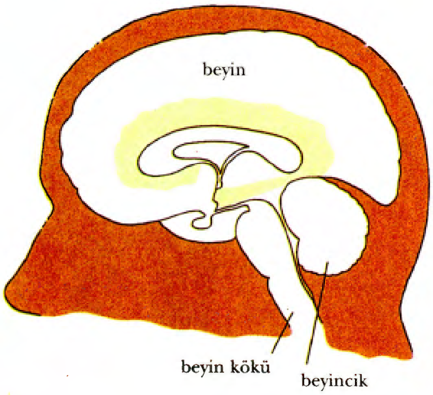
Hipotalamus Hipotalamus, beyinkökünün bir kısmı olup talamusun hemen alt tarafında yer alır (Şekil 36.42A). Bölüm 33'te gördüğümüz gibi, temel işlevi, arka hipofizde depolanan hormonların sentezi ve ön hipofizi düzenlemeye yardım eden salıcı hormonların (releasing hormon) salgılanmasıdır. Böylece hipotalamus, nöral ve endokrin sistemler arasında çok önemli bir bağlantı hattıdır.

Hipotalamus aynı zamandan, vücudun iç organlarıyla ilgili yanıtlarını ve bireyin kendisini güçlü hissetmesine neden olan yanıtları kontrol eden çok önemli kontrol merkezidir. Hipotalamusun çeşitli kısımlarının mikroelektrotlar ile uyarılmasıyla araştırmacılar, hipotalamusta açlığı, susuzluğu, vücut sıcaklığını, su dengesini, kan basıncını, eşeysel arzuları, zevk almayı, ağrıyı, kin duygusunu vs. kontrol eden merkezleri belirleyebilmişlerdir. Deney hayvanlarının kontrol merkezlerine, ameliyatla mikro elektrot yerleştirdikten sonra bu merkezleri elektrikle uyarıp yukarıdaki uygun davranışların meydana gelmesini sağlamak mümkündür. Zevk alma merkezlerine elektrot yerleştirilmiş sıçanlar, açlık ve susuzluk bakımından neredeyse ölüm noktasına gelmiş olmalarını önemsemeyerek hemen hemen tüm zamanlarını, çok küçük bir akıntı sağlayan pedale basmakla geçirmektedirler. Hipotalamusun uygun kısımlarında elektrot bulunan hayvanlar bir anda doygun ya da aç, daha sonra soğuk ya da sıcak, kızgın ya da sakin hissediyor durumuna getirilebilir. Bu şekilde donatılmış kediler bir anda dostça davranırken ardından tüylerini dikleştirip, gözlerini büyütüp pençe atarak çok kızgın olabilmektedir. Bu kedilerin bir fareye saldırısı bir anda durdurulabilir ve sadece bir dakika önce saldırı davranışı gösteriyorlarken, şimdi fareden korkup, birçok

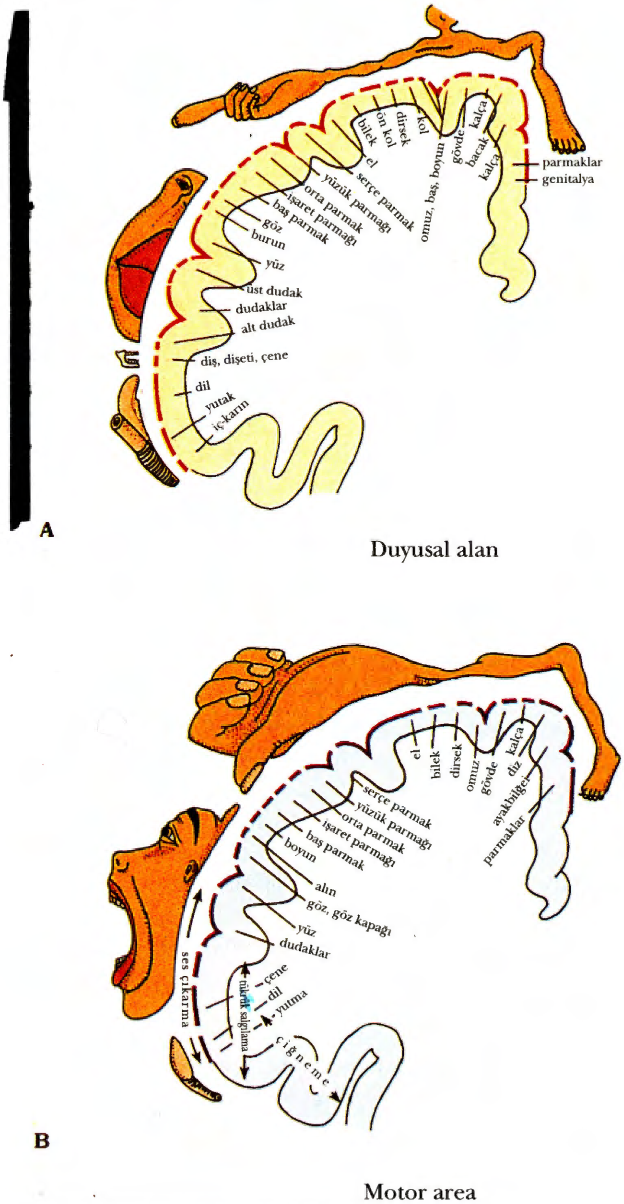




36.42 İnsan beyni
(A) Beynin temel bölümlerini gösteren saggital kesiti (orta çizgi boyunca) uzunlamasına dikey kesiti). (B) Dört temel lobu görünen serebral korteksin sol tarafının şeması. Bu loblar, beynin sağ yarımküresinde kopyalanmış durumdadır.



36.43 İnsan beynini limbik sistemi
Limbik sistem (renkli) anatomik olarak ayrı bir yapı değildir; daha ziyade, hisse ve heyecana cevap vermek üzere işlev gören beyin alanlarının oluşturduğu bir gruptur.



36.44 Duyusal ve motorik korteksin işlevsel haritası
(A) İnsan serebral korteksinin somatosensorik şeriti. Vücudun tüm kısımlarından bilgi alır. Vücudun birbirine komşu olan kısımları, bu şerit üzerinde, ekseriyetle biri diğerini izleyecek şekilde temsil edilmiştir. Çok fazla sayıda duyu almacı taşıyan dudaklar, dil ve parmaklar gibi vücut kısımları, korteks üzerinde buna karşılık gelecek şekilde büyük alanlarla temsil edilmiştir. (B) Korteksin birbirine bitişik motor-kontrol alanlarından alınan şeritde, benzer organizasyon göstermektedir: haritalama, parmaktan başa doğru ilerlemektedir; vücudun birbirine komşu olan kısımları ekseriyetle art arda temsil edilmektedir; ve çok sayıda küçük kası olan kısımların hassas motorik kontrolünü yapmak için, kortekste özellikle büyük alanlar ayrılmış durumdadır.

hayvanın korkma davranışlarında gözlendiği gibi, bir köşeye çömelip saklanma davranışına sokulabilirler. Böyle zıt cevapları kontrol eden merkezler hipotalamus içerisinde milimetrenin sadece birkaç alt birimlik bir mesafesi ile birbirinden ayrılabilirler.

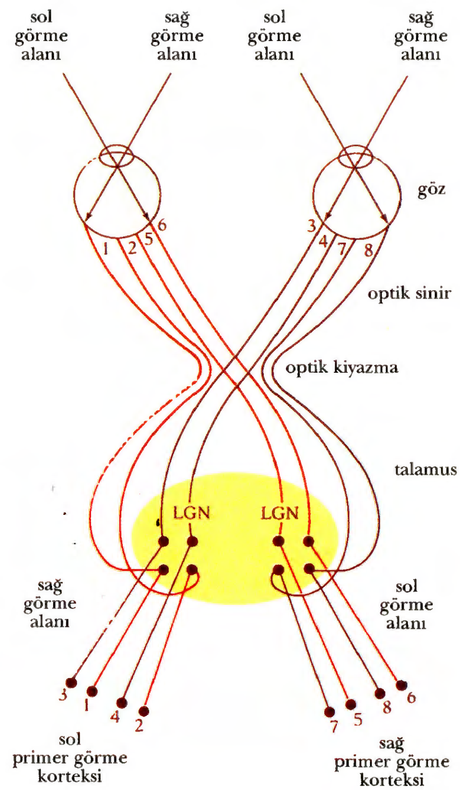
Bu tip çalışmalar, hipotalamusun hem iç organlarla ilgili (visseral) ve hem de bireyin kendisini güçlü hissetmesine neden olan yanıtlardan sorumlu ana bütünleyici merkez olduğunu ortaya çıkarmıştır. Hipotalamus, bireyin kendisini güçlü hissetmesini sağlayan yanıtları kontrol eden tek bölge değildir; bundan başka ***limbik sistem*** olarak bilinen işlevsel olarak birbiriyle ilişkili bir yapı grubu daha vardır. Beyin kökünün (Şekil 36.43) ön ucunu halka şeklinde çevrien bu alanların bazıları ortabeyin kökenli olmasına karşın çoğu önbeyinden gelişir.

Cerebral cortex (Beyinkabuğu = Büyükbeyin) Yüksek omurgalılarda korteks, hipotalamus tarafından analizi yapılıp kullanıldıktan sonra

gönderilen duyusal bilgileri işleyen karmaşık işlemlerin çoğunu gerçekleştirir. Kortikal hücreler, beyin yüzeyinde yer aldığından elektrikle uyarma ve kayıt yapma nispeten kolaydır. Sonuç olarak, biz beyinde, duyusal bilgilerin nerede ve nasıl işlendiği konusunda epeyce bilgi sahibiyiz.

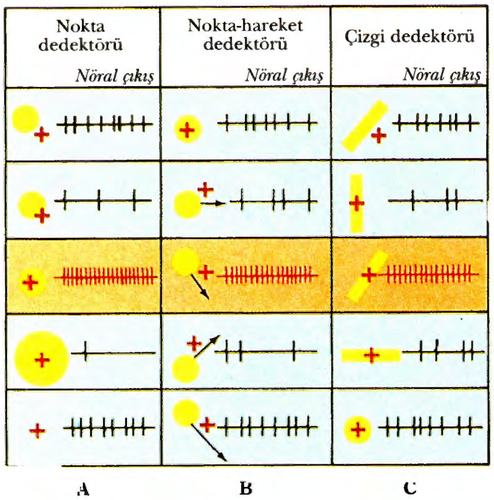
Nispeten özelleşmemiş nöronların yer aldığı retikular sistemin aksine, nörobiyologlar korteksin, farklı duyu sistemleri tarafından aktiviteye sevk edilen farklı alanlar içerdiğini çabuk fark ettiler (Şekil 36.41). Ayrıca bu alanlar, mantıklı bir iç organizasyon göstermektedir. Örneğin, somatosensorik alan içerisinde vücudun herbir parçası kendisi için ayrılmış alana sahiptir (Şekil 36.44). Bu harita orantısız bir haritadır - dudak yüzeyinin 4 cm^2'lik kısmı, boyun, gövde, kalçalar ve bacakların (elbette bu bölgelerdeki almaçların nispi yoğunluğunu yansıtmaktadır) 6000 cm^2'lik kısmına göre kortekste daha büyük bir alanla temsil edilir- fakat elemanlar anatomik olarak mantıksal bir sıra içinde dizilmişlerdir; yani vücut yüzeyinde artarda gelen yapılar korteks üzerinde de genellikle artarda dizilmişlerdir. Korteksin bu şeriti içerisinde, ayrıntı en yüksek düzeydedir: bir farenin yüzü üzerindeki kılların dizilimi, korteks üzerinde yer alan dizilmiş bir grup hücre ile eşleşir. Somatosensorik alanın yanında uzanan motorik alan, hemen hemen onunla tamı tamına paralel olarak haritalanmıştır.

Mantıklı bir iç organizasyon, görme sisteminde de görülmektedir. Bir retinayı terk eden optik sinir, diğer gözün buna karşılık gelen kısmından çıkan sinirle "*optik kiyazma*"da karşılaşır. Binokuler görüşe sahip hayvanlarda (iki gözün görüş alanı birbirinin üzerine biner), herbir optik sinirin aksonları, burada, iki kısma ayrılır. Herbir gözün retinasının sol yarısında yer alan hücrelerden çıkan sinirler (görme alanının aynı sağ yarısını kontrol ederler) birlikte uzanarak talamusun sol tarafına bağlanırlar (Şekil 36.45). Bu nedenle, her iki retinanın sol yarılarından gelen sinirler, talamusun sol lateral geniculat nukleusunda (LGN) sinaps yaparken her iki retinanın sağ yarısından gelenler sağ LGN'de sinaps yapar ve iki gözden gelen sinir telleri böylece bir arada tutulur. Sinir telleri LGN'yi terk ettikten sonra sol ya da sağ ***primary visual cortex*** içerisinde sinaps yaparlar. Yani, sol göz retinasının sol tarafının en yukarı kısmından gelen sinir telleri, sağ göz retinasının sol tarafının en yukarı kısmından gelen sinir tellerininkine yakın olmak üzere sol primary visual cortexte (sol taraftaki görme korteksi) haritalanır. Retinanın foveasında (sarı benek) bulunan almaçların yoğun olmasından dolayı, görme alanının merkezi için ayrılmış olan alan, visual kortekste büyük ölçüde genişletilmiştir. Kuşlarda ve daha düşük organizasyonlu birçok omurgalıda görme ile ilgili bilgiler optik tectum olarak bilinen orta beyindeki analog alanda haritalanır.



36.45 Görme ile ilgili bilginin akışı
Retinadaki gangliyon hücrelerinden gelen aksonlar optik sinir içerisinde uzanarak optik kiyazmaya gelirler. Binoküler görme özelliğine sahip organizmalarla, burada, sol gözün görme alanının sol yarısını gözetleyen almaçlardan gelen sinir lifleri, sağ gözün görme alanının sol yarısını temsil edenlerle birleşirler ve talamusun sağ lateral genikulate nukleusuna (LGN) giderler. Benzer şekilde, herbir gözün sağ taraftaki görme alanından gelen bilgiler sol LGN'ye gider. Buradan, herbir nukleus, primer görme korteksine (primer visual cortex) aksonları gönderir; orada, herbir gözden gelen görüntünün iki yarısı birleştirilerek tama tamamlanır.

Yüksek organizasyonlu memelilerin beyin korteksinde duyuların işlenmesi Harvard Üniversitesi'nden David Hubel ve şu anda Rocfeller Üniversitesi'nde bulunan Torsten Wiesel'in çalışması kedilerin ve primatların korteksinde, görme ile ilgili bilgilerin nasıl geliştiği hakkında epeyce bilgi ortaya koymuştur. Daha önce görmüş olduğumuz gibi, retinadaki lateral inhibisyon, visual alanı, iki sınıf gölge serisi halinde şifreler: parlak-merkezde/koyu-çevrede ve koyu-merkezde/parlak-çevrede. Retina, talamus ve orta beynin dorsal kısmı, özellik saptayıcı devrelere üç ilave sınıf eklerler. (Bu sınıflar, diğer omur-



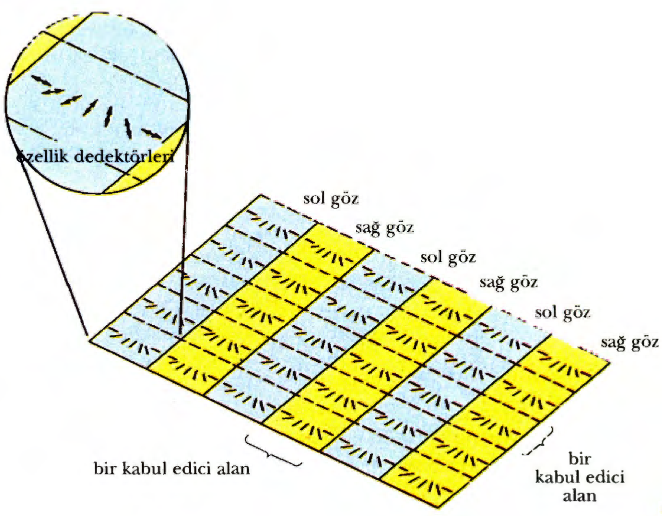
36.46 Görme sistemindeki özellik dedektörleri
Üç çeşit basit özellik dedektörünün cevap verme özellikleri gösterilmiştir. Herbir durumda, kabul edilen alanın merkezi + ile işaret edilmiştir. Burada (A)'da görülen nokta dedektörü, kabul alanının merkezine düşen küçük bir ışık noktasına karşı en fazla cevap verir. Nokta-hareket dedektörleri, hareketin özel bir şekline cevap verirler. Burada gösterilen bir tipi (B), dikey doğrultuyla 135° açı teşkil edecek şekilde hareket eden küçük bir noktayla (lekeyle) uyarılır. Ayrıca, ortada ve alttaki örnekler, sadece belirli bir hızdaki hareketlerin belirli nokta-hareket dedektörlerini maksimum uyardığına işaret etmektedir. Çizgi dedektörleri, belirli genişlikte ve yöndeki çizgilere cevap verirler. Burada gösterilen bir tipi (C), kendi uyaranı olarak, dikey doğrultuyla 45°'lik açı yaparak yönelen dar bir çubuk ister.

galılarda ve omurgasızlarda da bulunur). İlk sınıfın özellik saptayıcıları, nokta-hareket dedektörleridir. Bunların herbiri, yalnız, belirli bir hızda belirli bir yönde hareket eden belirli büyüklükteki noktalara yanıt verirler (Şekil 36.46B). Farklı nokta -hareket dedektörleri farklı tercihlere sahiptir ve hemen hemen tüm olasılıkların her hayvanda ortaya çıktığı görülmektedir. Kurbağalarda ve kara kurbağalarında bulunan bu tip dedektörler, böcek yakalama davranışını başlatmak için gerekli teçhizatla donatılmıştır. Nokta-hareket dedektör devreleri, retinadaki basit nokta-dedektör devrelerinden gelen bir seri bilgiyi karşılaştırmak suretiyle çalışırlar (Şekil 36.38'de görüldüğü gibi) hareket-saptama özelliğinde olan bir dedektör, bir uyarı tipi dışındaki tüm uyarılarla inhibe edilir.

Diğer bir sınıfın özellik dedektörleri, sadece belirli bir konudaki çizgilere yanıt verirler (Şekil 36.46C). Çizgilerin olası tüm konumlarından sorumlu dedektörler, her omurgalı beyninde bulunur; fakat dikey ve yatay dedektörlerin özellikle daha fazla sayıda olduğu görülmektedir. Yukarı omurgalıların korteksindeki bu çizgi dedektörleri köşede en iyi yanıt verir ve bu cevap korteksteki herbir küçük alanı aşarak sürekli değişir; böylece kareden oluşan herbir birim, bir gözde yer alan bir leke dedektöründen gelen uyarıları kabul eden bir birim olarak tesis edilmiştir (Şekil 36.47). Çizgi dedektörü, retinadaki nokta dedektörleri dizisinden gelen (LGN yoluyla) uyarıları karşılaştırarak çalışır. Eğer sadece kendi tanıdığı özellik mevcutsa, aktif durumdadır (Şekil 36.48).

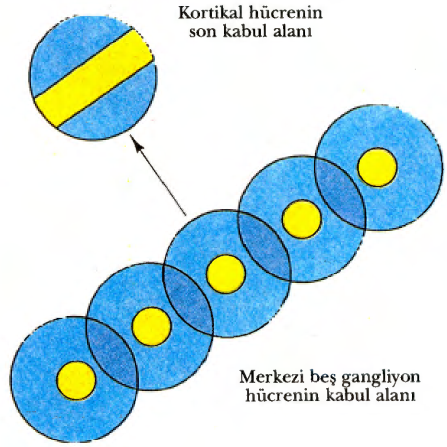
Diğer bir sınıfın özellik dedektörleri, bu çizgilerdeki hareketin yönlerini ve hızlarını ayıklarlar. Böyle bir dedektör, oldukça özelleşmiş ve belirlenmiş özelliklerle sahiptir ve sadece belirli bir yönde ve belirli bir hızda bir hareket saptadıkları zaman uyarılırlar. Diğer özellik dedektörleri iki gözden gelen bilgiyi birleştirirler ve iki retinanın aynı kısımlarının neyi gördüğünü karşılaştırarak mesafeyi şifreliyebilirler. Omurgalılar, henüz işlevleri saptanamayan çok sayıda diğer özellik dedektörlerine de sahiptirler. Bunlardan bazıları, yüksek omurgasızlarda da bulunanlara benzer şekilde, köşeler için, kavisler için, belirli bir yere yaklaşma hızı için sorumlu aşırı kompleks özellik dedektörlerine karşılık gelebilir. Her ne olursa olsun, gelen bilgi retinada noktalara dönüştürülür ve korteksin bu çok fazla ince tabakaya sahip alanındaki diğer birçok tabaka bu girdiği işler.

36.47 Görme ile ilgili korteks tabakasının organizasyonunun şeması
LGN'ye ulaşan görme ile ilgili bilgi, dar bir şerit içerisinde yan yana birkaç sıra halinde dizilmiş özgül hücrelere aktarılır. Bu şerit içerisindeki her segment, bir gözdeki bir grup almacın kabul ettiği alana karşı cevap veren hücreler içerirler. Aynı göz için, aynı şeritte ve bir sonraki paralel şerit içerisindeki komşu segmentler, retina içerisinde birbiriyle temas halinde olan almaçlar için şifreleme yaparlar. Bu şeritler içerisinde çizgi dedektörü şeklinde düzenli bir sıra halinde, dizilmiş olan çizgi dedektörlerinden herbiri, bir açıya maksimum cevap verir. Buradaki model, idealleştirilerek verilmiştir.

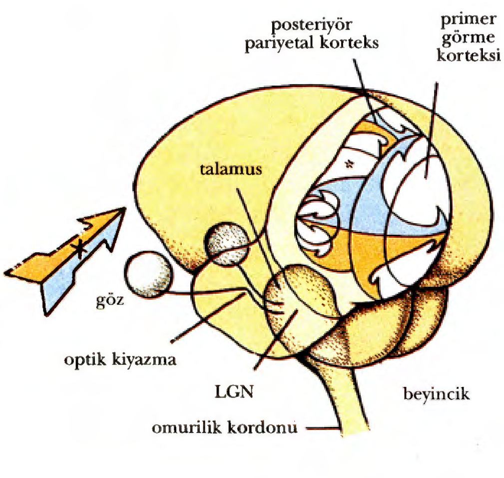


O zaman, omurgalıların görme sisteminin stratejisi, dünyadaki nesnelerin gerçek resmini, başın gerisinde yer alan bir çeşit sinirsel TV ekranına pasif olarak aktarmak değildir. Bu sistemde, bilgiler ayıklanarak gruplandırılır, önce noktalara dönüştürülür ve daha sonra kompleksliği ve soyutluluğu gittikçe artan bir seri farklı özellik haline getirilir. Bu yeniden dönüştürülme işlemi hem ardışık (nokta dedektörlerinin birleştirilerek çizgi dedektörleri şekline dönüştürülmesinde olduğu gibi) hem de paralel gerçekleşir. Örneğin, renk bilgileri ve ince ayrıntılar biçim, duruş şekli ve hareketi kapsayan diğer gruptan bağımsız olarak birlikte işlenir; bu iki "kanal" kendi bilgilerini, ayrı olarak; fakat retinada başlayan paralel bir yolla iletir. Birbirini izleyen işlemlerin bir kaç basamağından sonra, saflaştırılan renkler/ayrıntılı bilgiler; biçim/duruş şekli/hareket yolundan gelen bilgilerle birleştirilerek bizim gördüğümüz nesnelerin resmini ortaya çıkarırlar. Bu iki impuls grubunun kortekse ulaşımındaki eş zamanlılıkta bir aksama olduğu zaman okumada bozuklukların doğduğuna ilişkin kanıtlar vadır; LGN içerisinde bulunan biçim/duruş şekli/hareket hücreleri anormal derecede küçük olduğu zaman bu olay olur ve böylece kendi uyarılarını birazıcık gecikme ile iletirler.

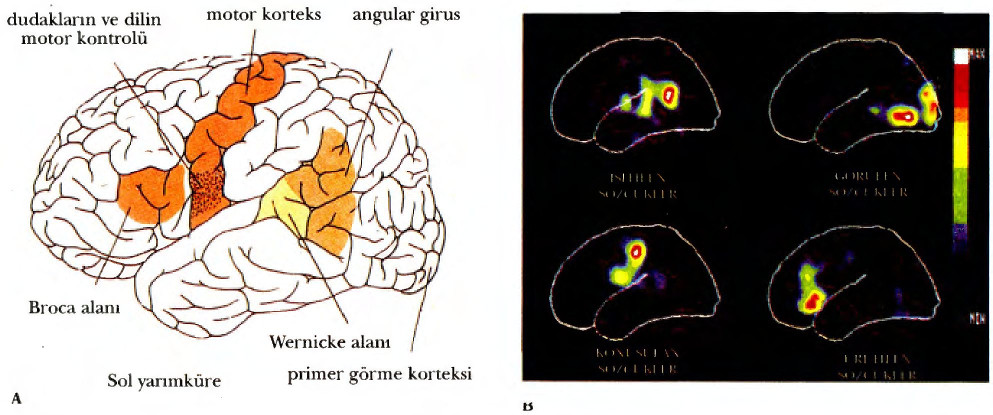
Primatlarda, kortekste bulunan sol ya da sağ primer görme merkezinde dünyadaki nesnelerin oldukça fazla düzeltilmiş resmi, daha sonra, ilave değişikliklerin yapılacağı korteksteki birkaç komşu alana geçirilir (Şekil 36.49). Bu alanların bazıları, görmeyle ilgili hafıza ve görüntüyü birleştirme merkezleri içerisinde yer alabilir. Özellikle posterior pariyetal korteksin, foveanın yüksek-ayırt edici incelemesine beyindeki görme alanında nelerin tabi tutulacağına ve ondan sonra gözlere hangi emirlerin gönderileceğine karar verdiği görülmektedir. Bir diğeri, kolların ulaşabileceği bölge içinde yer alan yakındaki uyarılar üzerinde yoğunlaşır. Diğerleri, dokunma ve işitme duyuları gibi diğer duyularla görüntü dünyasının hiç olmazsa kabaca bir kaydını yapmaktadır. Orta beyinde bulunan haritalar özellikle belirgindir. Böyle haritalar, hem ince ayrıntılıdır ve hem de daha önceki deneyimler kullanılarak bir diğeri tamı tamına kaydedilir: bir harita üzerindeki iki almaç tekrar tekrar karşılıklı olarak uyarılması, ya da iki haritanın her birindeki almaçların uyarılması, benzer bölgeleri temsil eden bir işaret olarak alınır ve sinaptik şiddet göreceli olarak değiştirilir. *Aplysia*'nın koşullu refleksi ile paralellik (s. 1015) çok çarpıcıdır.



36.48 Çizgi dedektörlerinin nokta dedektörlerinden gelen bilgiyi kullanma şekli
Çizgi dedektörleri, bir seri nokta dedektöründen gelen işaretleri karşılaştırır. Hangi ve ne kadar dedektörden bir hücreye bilgi toplandığına bağlı olarak, bir çeşit özellik dedektörü bir çizgi için, genişlik, uzunluk ve yönü şifreleyebilir. Benzer şekilde, özellik dedektörlerinin noktalar gibi, kıvrılmış kenarlar gibi hatta belirli biçimler gibi aşırı kompleks konformasyonlara karşı cevap verdiği bulunmuştur.



36.49 Görüntü ile ilgili imajların korteksteki uzantısı
Burada gösterildiği gibi, görme alanın sağ yarısı, retinadan LGN yoluyla, örümcek maymununun sol primer görme korteksindeki hücrelere nakledilmektedir. (Korteksin bu kısmı, iki beyin yarımküresi arasında kaldığı için, bu görüntüde gösterilememiştir). Bizim (ve muhtemelen maymunun) algıladığımız görüntü, güvenilir bir resimdir; yalnız, görme alanının merkezindeki görüntünün yüksek düzeyde netliğini sağlamak amacıyla, görüntünün kısımları foveada büyütülür (okun ortası). Resim, primer görme korteksinden diğer birçok alana aktarılır. Bunların birçoğunda, görme alanının alt ve üst yanları birbirinden ayrılmıştır. Yıldız ile işaret edilmiş olan görme alanının organizasyonu henüz açığa çıkarılmamıştır.



36.50 Konuşma dilinin anatomisi
(A) İnsan beyni, lisan (dil) ile ilgili olarak, özellikle soldaki beyin yarımküresinde (burada görülüyor), birçok özelleşmiş merkez içerir. Kulaklar tarafından alınan sesler, orta beyinde işlenir (burada gösterilmemiş). Daha sonra, konuşma dili, Wernicke alanına gönderilir. Yazma dili, primer görme korteksinde işlenen diğer materyallerden biraz daha soyuttur ve sese dönüştürülme yeri olan angular girusa gönderilir. Yazma dili, kaynağı her ne olursa olsun, gelen lisandan anlamın çıkarıldığı Wernicke alanına da gönderilir. Lisan üretimi de, Wernicke alanı içerisinde başlar. Düşünceler, burada kaba linguistik hatlar şeklinde kodlanır ve bunlar Broca alanına gönderilir; Broca alanı onları, dilbilgisi bakımından düzgün cümlelere dönüştürür. Nihayet, Broca alanı, konuşma organlarını kontrol eden komşu motor kortekse direktifler göndererek, sesle ifadelerin ortaya çıkmasını sağlar. (B) Çarpma ve kaza kurbanlarıyla ilgili çalışmalardan elde edilen anatomik bulguları destekleyen, konuşma ile ilgili aktiviteler süresince beyin içerisindeki kan akış modeli.

Beynin bölgesel olarak özelleşmesi ile ilgili kanıtlar beyin travması geçiren hastaların üzerindeki çalışmalardan elde edilmiştir. Çünkü, beynin çeşitli kısımlarına kan sağlayan damarlar pıhtı ile tıkandığından bu kısımlara kan akışı durur ve bu özgül bölgelerin kullanımı kaybedilebilir. Örneğin, bazı hastalar bir köpeğin hayvan olduğunu teşhis edebilir; fakat onun köpek mi yoksa at mı olduğuna karar veremez. Diğer bir hasta daha önceden aşina olduğu birinin yüzüne bakarsa tanıyamayabilir; fakat aynı kişiyi sesi aracılığıyla tanıyabilir. Bu sindromların ortaya çıkması beyindeki ilgili bölgelerle bağlantılıdır ve bu sindromlar, en azından öğrenilmek suretiyle edinilen tanıma olaylarının bazı türlerinde, bilgiyi işleme ya da sınıflandırma olaylarının birbirinden ayrı ve organize bir şekilde yapıldığına işaret etmektedir.

Görme ile ilgili sistemlerinki gibi, kural olarak karmaşık fakat düzenli bir organizasyon olduğu görülmektedir (beyindeki organizasyon hariç). Araştırmalar, böceklerden primatlara kadar, beyinlerin, nöronlardan meydana gelen çekirdekler şeklinde özelleşmiş olduğunu göstermektedir. Bu çekirdekler, belirli duyu almaçlarından ya da diğer çekirdeklerden uyarı alırlar ve hem uygun motorik alanlara hem de diğer çekirdeklere bilgi gönderirler.

İnsanda, belkide bu tipte en özelleşmiş yol lisan (dil) ve konuşma öğreniminde yer almaktadır. Dil kazanımı ya da öğrenimi ile ilgili olarak birçok şey keşfedilmeyi beklemekle birlikte, eldeki mevcut bilgiler, insan beyninin bebek doğduğunda, dil öğrenme için gerekli sinir ağlarıyla donatılmış olduğunu göstermektedir. Dille ilgili ifadeler, çoğunlukla sol tarafta olmak üzere, çok iyi tanımlanmış alanlarda işlenmektedir (Şekil 36.50). Kelimeleri kaydetmek için işlemlere primer vizual kortekste başlanır, gördüğümüz şeyler ***angular gyrusa*** gönderilmeden önce analiz edilir, orada kaydedilen kelimeler sese çevrilir ve daha sonra ***Wernicke alanına*** geçirilir. Konuşulan kelimeler (dil) orta beyindeki diğer seslerden ayıklanır, orta beyin Wernicke alanına en düşük frekanslı ses (konuşma) gönderir. Wernicke alanı, hem konuşulan hem de yazılan dil için ulaşılacak yerdir. Aşırı tonlu, heyecanlı konuşmaların yorumlandığı beynin sağ tarafına yüksek frekanslı sesler gider. Beynin zihni ve hissi işlevleri birbirinden öylesine ayrılmıştır ki, beyin sağ-yarımküresi zarar görmüş birçok insan konuşulan cümlelerin anlamını anlayabilir; fakat konuşan kişinin mutlu mu mutsuz mu ya da öfkeli mi sakin mi olduğunu söyleyemez. Bunun tersine, sol beyin yarım-küresi zarar görmüş (herhangi bir hastalık nedeniyle bilgi akışı kesintiye uğramış ya da bir kaza nedeniyle zedelenmiş) şahıslar çoğunlukla, konuşan kişinin ruhsal duru-

mu ve niyeti hakkında karar verebilmişler; fakat konuşan kişinin ne söylediği konusunda fikirleri yoktur.

Wernicke alanı, aynı zamanda bireyin kendi sözlü ve yazılı ifadesini geliştirebilmek için gerekli merkezdir. Burada, ***Broca alanına*** gramatik olarak düzeltme yapılmak için gönderilmeden önce, düşünceler ham cümleler şeklinde formüle edilir. Broca alanında bir bozukluk ortaya çıktığı zaman çoğunlukla hasta ne söylemek istediğini bilir; fakat kurallı bir cümle olarak ifade edemez. Bu bireyler, konuşan kişinin kullandığı cümlelerdeki zamirleri, bağlaçları ve edatları çalarak kullanabilirler. Diğer taraftan, Wernicke alanındaki bozukluklar, hastanın, gramatik açıdan anlamsız; fakat akıcı olarak konuşmasına izin verir. Oldukça benzer sonuçlar, doğuştan sağır olan bireylerin işaretlerle-dil iletişimi üzerinde görülmektedir. Bu veriler, bu alanların hem konuşma için hem de görme yoluyla kavranan dil için özelleşmiş olduğuna işaret etmektedir.

İnsan beyni, bebek doğduğunda, sessiz harfleri ayırt etme yeteneğine sahiptir: tüm bebekler, doğdukları ülkenin konuştuğu dile bakmaksızın, 40 tane ünsüz harften oluşan bir takımdaki sessizleri ayırt edebilir. (Binlerce lisandan herbiri, bu ünsüzlerin bazı alt gruplarını kullanır – fakat bebekler, onları duymalarına fırsat verilip verilmemesine bakılmaksızın onları tanıyabilirler). Bu başlangıçtan beri var olan fonetik kategoriler, hayvan davranışları üzerinde çalışan öğrenciler tarafından "akustik işaretle uyarı" olarak adlandırılır, daha ayrıntılı olarak Bölüm 38'de tartışılacaktır.

Beynin hafıza ve hissi birlikte kendi kendine ayarlayan bilgisayar benzeri bir organizasyona sahip olduğu açıktır; bizim bilinçli olarak farkında olduğumuz deneyimlerin nasıl ortaya çıktığı sorusuna yanıt veremek daha zordur. Mükemmel bir düzen içerisinde sıralanmış çok sayıda nörondan, düşüncenin (fikrin) nasıl ortaya çıktığı konusunda her şey açık değildir. Nihayet, biz özelleşmiş bazı çekirdeklerin nasıl çalıştığını anlama pozisyonundayız, çoğunlukla insan için özgün olduğu düşünülen estetik kavramı, sembolik dil ya da diğer özellikler bir düşüncenin ya da fikrin üretilmesinde bu sinirlerin birbirleriyle nasıl etkileşim yaptıkları henüz keşfedilmemiştir. Bu soruların bazıları, hayvan davranışlarının evrimini ve mekanizmasını inceledikten sonra bilinmezliğini biraz daha kaybedecektir; fakat hiç kimse henüz insan aklının (belleğinin) kendisini anlayabilecek yeteneğe sahip olduğunu ispatlayıp ispatlayamayacağını bilmemektedir.

ÇALIŞMA SORULARI

1. Bu bölümde, çoğu duyu hücrelerinin uyum sağladığını gördük ve son bölümde hayvanların belirli bir formda gelen uyarılara alışabildiğini gördük. Alışma, merkezi sinir sisteminde gerçekleşirken uyum çevrede yani duyunun alındığı kısımda olmaktadır. Ne çeşit basit bir davranış testi, uyarıya bir hayvanın cevap vermesini durdurmasının uyumdan mı yoksa alışmadan dolayı mı olduğunu, saptamanıza izin verir? Örneğin, sıcak suya elinizi daldırıp bir süre beklerseniz sıcaklığa alıştıktan sonra suyu ılık hissedersiniz (Sayfa 998-1000, 1030-31).
2. Görme pigmentlerinden birisi kaybedildiği zaman renk körlüğü ortaya çıkar ve beyin ışık dalga boylarına kabaca ayarlanmış üç tip almaçtan gelen bilgileri karşılaştırarak sistemin doğal yapısında var olan belirsizliği çözemez hale gelir. Şekil 36.24'e bakınız ve kırmızıya karşı renk körü olan birinin (en yaygın rastlanan renk

körlüğü tipidir) karşılaştığı sorunlardan sorumlu alanı saptayınız. Mavi ya da yeşile karşı renk körü bireyler daha fazla mı yoksa daha az mı dezavantaja sahip olacaktır? (ss. 1042-43)

3. Lateral inhibisyon, arka zeminin ya da genişçe bir alanı ışıklandırarak sunmanın maliyetindeki zıtlığa dikkat çekmeye hizmet eder. Bu durum, televizyondaki bir resimde nasıl bir siyahlık (koyuluk) hissi yaratır? (Sır: televizyonu kapattığınızda TV ekranına bakınız) (ss. 1051-52)
4. Korteksin görme alanı zarar görmüş bireyler kördürler ve önlerinde bulunan objelere dokunmak suretiyle ne olduklarını büyük bir doğrulukla tanımlayabilirler. Bu olay "kör görüşü" olarak bilinir. Bu nasıl olabilir?(ss. 1056-57).
5. Çoğu yüksek organizasyonlu omurgalı hayvan sesin geldiği yönü, iki yolla belirleyebilir: bu hayvanlar, iki kulak tarafından duyulan yüksek frekanslı sesin şiddetini birbiriyle karşılaştırırlar; baş akustik bir perde gibi şilev görür ve sesin geldiği yön ile diğer yön arasındaki ses şiddet farkının artmasını sağlar; fakat ses başa ön taraftan düz bir hat boyunca geldiğinde kulaklardaki ses şiddeti aynıdır. Düşük frekanslı sesler için hayvanlar, çoğunlukla sesin iki kulağa varış zamanındaki farklılığı karşılaştırırlar, yine burada da eğer ses yan taraftan geliyorsa, sesin kulaklara varış zamanları arasındaki fark çok büyüktür, eğer ses başın ön tarafındaki bir kaynaktan geliyorsa sesin kulaklara varış zamanı aynı olacaktır. Ses kaynağının yönünü işaret etmek için düz bir hat boyunca dizilmiş özgül hücreleri harekete geçirerek (uyararak) bu ayırımlardan birisinin oluşmasını sağlayan bir döngü çizsiniz (ss. 1051-52).

BÖLÜM İLE İLGİLİ KAVRAMLAR

- Duyu hücrelerinin genel özellikleri
  - Basal ateşleme hızı
  - Tonik ve fazik yanıtların karşılaştırılması, herbirinin yarar ve maliyeti
  - Duyusal uyum ve alışmanın karşılaştırılması
- Omurgalı ve omurgasız tat almaçlarının karşılaştırılması
- Koku almanın temeli ve kokunun tanımlanması
- Görme
  - Bileşik gözün işlevi anatomisi
  - Kamera gözün işlevi ve anatomisi
  - Kamera göz ve bileşik gözün fayda ve maliyetlerinin karşılaştırılması
  - Koni ve çomakların karşılaştrılıması: herbirinin maliyeti ve yararı
- İşitme
  - Sesin doğası
  - İnsan kulağının işlevi ve anatomisi
  - Frekansları ayırt etmenin temeli
- Denge ve hareket
- Lateral inhibisyon
  - Görme sistemindeki amaç ve mekanizma
  - Özellik saptamanın temeli
    - nokta ve nokta hareketi
    - çizgi ve çizgi hareketi
    - renk
    - paralel ve artarda ortaya çıkan süreçler
- Omurgalı beynin işlevi ve anatomisi
  - Evrimsel eğilimler
- Talamusun ve retikular sistemin rolü
  - Hipotalamusun rolü
  - Limbik sistemin rolü
  - Serebellumun rolü
  - Beyin kabuğunun rolü
    - duyusal ve motorik alanlar
    - görme ile ilgili alanlar
    - konuşma ile ilgili alanlar

ÖNERİLEN KAYNAKLAR

AMOORE, J. E., J. W. JOHNSTON, and M. RUBIN, 1964. The stereochemical theory of odor, *Scientific American* 208 (2). (Offprint 297) *The explanation of olfaction first developed by Amoore in 1952.*

AOKI, C., and P. SIEKEVITZ, 1988. Plasticity in brain development, *Scientific American* 259 (6). *On how synaptic connections are modified by experience.*

COWAN, W. M., 1979. The development of the brain, *Scientific American* 241 (3). (Offprint 1440) *Some clues abut how the various ele-*

ments of the brain develop, and how their axons find the correct targets.

FRENCH, J. D., 1957. The reticular formation, *Scientific American* 196 (5). (Offprint 66) *On the network that arouses and focuses our attention.*

GAMOW, R. I., and J. F. HARRIS, 1973. The infrared receptors of snakes, *Scientific American* 228 (5). (Offprint 1272) *How pit vipers can see in the dark.*

GLICKSTEIN, M., 1988. The discovery of the visual cortex, *Scientific American* 259 (3). *Fascinating history of how war wounds led to the discovery of specialized brain areas.*

GOULD, J. L., 1982. *Ethology: The Mechanisms and Evolution of Behavior.* W. W. Norton, New York. *Discusses animal senses and their role in behavior.*

HUBEL, D., 1988. *Eye, Brain, and Vision.* Scientific American Books, New York. *Beautifully written and produced.*

HUBEL, D. H., 1963. The visual cortex of the brain, *Scientific American* 209 (5). (Offprint 168) *A description of the classic experiments on feature detectors and maps in the visual cortex of cats.*

HUBEL, D. H., and T. N. WIESEL, 1979. Brain mechanisms of vision, *Scientific American* 241 (3). (Offprint 1442) *More about the processing of visual information in the cortex.*

KALIL, R. E., 1989. Synapse formation in the developing brain, *Scientific American* 261 (6). *On how correlated firing helps organize and tune brain circuits and maps.*

KORETZ, J. F., and G. H. HANDELMAN, 1988. How the human eye focuses, *Scientific American* 259 (1). *On the structure of the lens, how its shape is changed to allow focusing, and the process of aging.*

LEVINE, J. S., and E. F. MACNICHOL, 1982. Color vision in fishes, *Scientific American* 246 (2). (Offprint 1512) *How the choice and arrangement of cones within the retina suit each fish species' needs.*

MASLAND, R. H., 1986. The functional architecture of the retina, *Scientific American* 255 (6).

MELZACK, R., 1961. The perception of pain, *Scientific American* 204 (2). (Offprint 457) *A fascinating discussion of the subject.*

MICHAEL, C. R., 1969. Retinal processing of visual images, *Scientific American* 220 (5). (Offprint 1143) *How the retinas of frogs and of ground squirrels process what they see.*

NAUTA, W. J. H., and M. FEIRTAG, 1979. The organization of the brain, *Scientific American* 241 (3). (Offprint 1439) *An excellent discussion of vertebrate—especially human—brain anatomy, with special emphasis on the major pathways of information flow within the brain.*

NEWMAN, E. A., and P. H. HARTLINE, 1982. The infrared "vision" of snakes, *Scientific American* 246 (3). *A look at the neural basis of the ability of pit vipers to see in the dark.*

PARKER, D. E., 1979. The vestibular apparatus, *Scientific American* 243 (5). (Offprint 1484) *How the otoliths and semicircular canals work.*

PETTIGREW, J. D., 1972. The neurophysiology of binocular vision, *Scientific American* 227 (2). (Offprint 1255) *How one layer in visual cortex is wired to determine whether objects are closer or farther away than whatever is currently in focus.*

POGGIO, T., and C. KOCH, 1987. Synapses that compute motion, *Scientific American* 256 (5).

RAPOPORT, J. L., 1989. The biology of obsessions and compulsions, *Scientific American* 260 (3). *On the chemical bases of psychological disorders.*

STRYER, L., 1987. The molecules of visual excitation, *Scientific American* 257 (1). *The molecular biology of rhodopsin and its second-messenger system.*

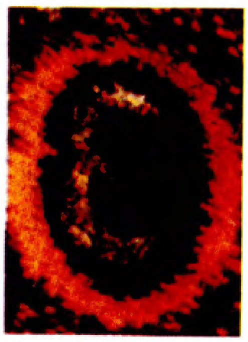
SUGA, N., 1990. Biosonar and neural computation in bats, *Scientific American* 262 (6). *On the sensory processing underlying the ability of bats to locate prey in the dark.*

TREISMAN, A., 1986. Features and objects in visual processing, *Scientific American* 255 (5). *On parallel processing in the visual system.*

WERBLIN, F.S., 1973. The control of sensitivity in the retina, *Scientific American* 228 (1). (Offprint 1264) *The circuitry underlying more complex forms of visual adaptation.*

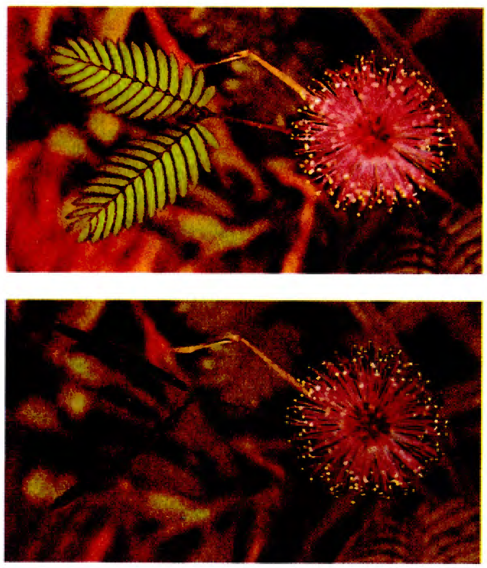
Bölüm 37

KASLAR



fektörler, organizmanın iş yapan, onun uyarıma yanıt vermesini sağlayan kısımlarıdır. İşlevleri çeşitlidir. Bunlar arasında, bezlerin salgı yapması, ateşböceklerinin ışık üretmesi, bitkilerdeki fototropik ve geotropik tepkiler, hem bitki hem hayvan hücresinde sitoplazmanın akma hareketi ve bize en aşina olanı, hayvanların kas hareketleri sayılabilir.

Geçtiğimiz bölümlerden birinde gördüğümüz gibi, bitkiler ışığa ve yerçekimine bağlı yavaş hareketler ve hormonlar tarafından kontrol edilen farklı büyüme hızlarından kaynaklanan hareketler yapabilirler. Birçok bitki de bazı hızlı tipte hareketler yapma yeteneğine sahiptir. Örneğin bazı yapraklar gece bükülüp ya da katlanıp, sabah tekrar genişlerler. Birçok bitkinin çiçekleri, günün farklı zamanlarında düzenli olarak açılıp kapanırlar. Küstümotunun (*Mimosa pudica*) yaprakları, kendilerine dokunulduğunda birkaç saniye içinde büzüşür ve sarkar (Şekil 37.1). Venus sinek kapanının yaprakları, böceklerin etrafında hızla kapanıp onları hapseder (bakınız Şekil 26.16 s. 757). Bazı bitkilerin tohum zarfları, olgunlaşmayla birlikte aniden açılıp tohumlarını saçarlar (Şekil 23.32).



37.1 Bitkilerdeki hızlı harekete bir örnek Dokunulduktan sonra birkaç saniye içinde küstümotu (*Mimosa pudica*) yapraklarını kıvırarak yanıt verir. Turgor basıncındaki ani düşüş, yaprakların sertliğini etkiler ve onların büzüşmesine ya da kapanmasına yol açar.

Bütün bu hareketler, farklı büyüme hızlarına bağımlı olamayacak kadar hızlıdır. Bir başka mekanizma, turgor basıncının değişmesidir. Yapraklar, bazı hücreleri su kaybedip artık yaprağa sertlik sağlayacak kadar şişkin olmadıkları için büzüşürler. Çiçeklerin solması petaller boyunca sıralar halinde dizilmiş duyarlı hücrelerin şişkinliklerini

kaybetmesi sonucunda meydana gelir. Bu hücreler şişkinliklerini yeniden kazanınca da çiçekler tekrar açarlar. Venüs bitkisinin davranışından da, bu bitkinin yapraklarının eklem yerleri boyunca yerleşmiş olan özel efektör hücrelerin şişkinliğindeki hızlı değişimler sorumludur. Buna benzer biçimde, duyarlı çiçeğin bir dokunmaya ya da diğer mekanik uyarılara verdiği yanıttan da, yaprak ve yaprak sapının tabanındaki özel efektör hücrelerin şişkinliklerinde meydana gelen hızlı değişimler sorumludur.

Böylece, açıkça anlaşılıyor ki, aktif hareket sadece hayvanlara has bir özellik değildir. Bununla birlikte, yer değiştirmeyle sonuçlanan ince mekanizmaların çoğunun hayvanlar aleminde görüldüğü de gerçektir. Biz de bu bölümde bunlar üzerinde yoğunlaşacağız (hayvanın önemli bir hareketini gerektirmeyen, bezlerin salgı yapması gibi birçok efektör faaliyetlerinin üzerinde durmayacağız).

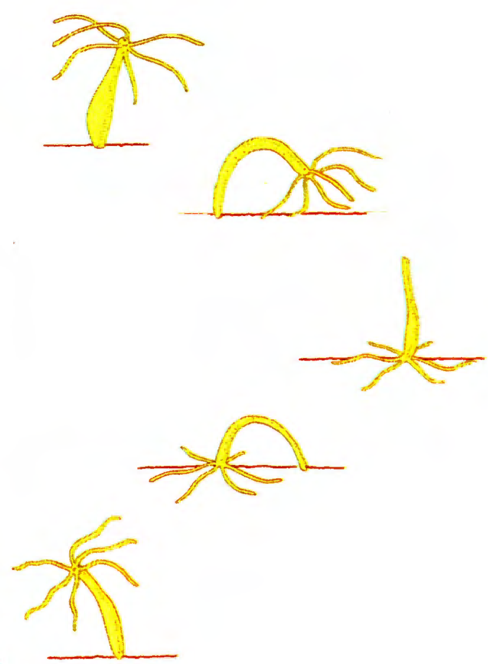
Efektörler genelde sinir sistemi tarafından kontrol edilirler. Her ne kadar refleks yaylarının son bileşenleriyseler de, efektör hücreleri duyu reseptörleri ve iletici hücrelerin aksine, sinir sisteminin bir parçası değildirler. Sinir kontrolü altında olmayan çok sayıdaki efektör sistemler arasında sölenterlerin nematosistleri, omurgalıların silleri, kamçıları ve bazı düz kasları sayılabilir. Bölüm 5'de söylediğimiz gibi, çeşitli tipte efektör faaliyetlerinin–sitoplazmanın akışından kas hareketine kadar– hemen hepsinin altında yatan mekanizma ya mikrofilamentlere ya da mikrotubüllere bağımlıdır.

KASLARIN VE İSKELETİN YAPISAL DÜZENİ

Süngerler dışındaki tüm çok hücreli hayvanların en göze çarpan efektörleri kaslardır–özelleşmiş kasılabilir hücrelerden oluşan dokular. Bütün hücreler bir dereceye kadar kasılma yeteneğine sahiptir. Fakat çok hücreli hayvanlar daha büyük ve daha karmaşık duruma gelince ve hücreleri ve dokuları arasındaki iş bölümü arttıkça, kasılma için özelleşmiş, uzun hücreler evrimleştiler ve bunlar, yüksek hayvanlarda hareketin esas efektörleri haline geldiler.

HİDROSTATİK İSKELETLİ HAYVANLAR

İlk çok hücreli hayvanlar (süngerleri dikkate almadan) küçük olmalıydılar, büyük bir olasılıkla uzunluk olarak bir milimetrenin katları civarında. Yine büyük bir olasılıkla siller yardımıyla yüzmekteydiler. Bugün bile en küçük yassısolucanların ve birçok sölenterin küçük larvalarının yer değiştirci efektörü sillerdir. Fakat siller sadece çok küçük organizmalar için pratiktir. Hayvanların büyüklüğü arttıkça önce sillere ek olarak kasılabilir dokular evrimleşti, daha sonra bunlar yer değiştirici esas efektörler olarak sillerin yerini aldılar. Her ne kadar sölenterlerin sadece ayrı dokular oluşturmamış ilkel kasılabilir lifleri varsa da, bir denizanasının çanı içindeki bu liflerin kasılmaları hayvanın zayıf da olsa yüzmesini sağlar (bakınız Şekil 35.10, s. 1001). Bir denizanasının ya da hidranın diğer liflerinin kasılmaları ise bunların tentaküllerini hareket ettirir. Hatta hidra parende atma hareketi bile yapabilir (Şekil 37.2) ki, böyle bir hareket bu derecede ilkel sinir ve kas hücrelerine sahip bir hayvan için şaşırtıcıdır.



37.2 Hidranın parende hareketi

Yassısolucan ve sümüklüböcek gibi bazı hayvanlar, boyuna kaslarında oluşan kasılma dalgaları sayesinde ileri doğru kayma hareketi yaparlar. Her bir dalgada vücutlarının alt yüzeyindeki noktalar bir

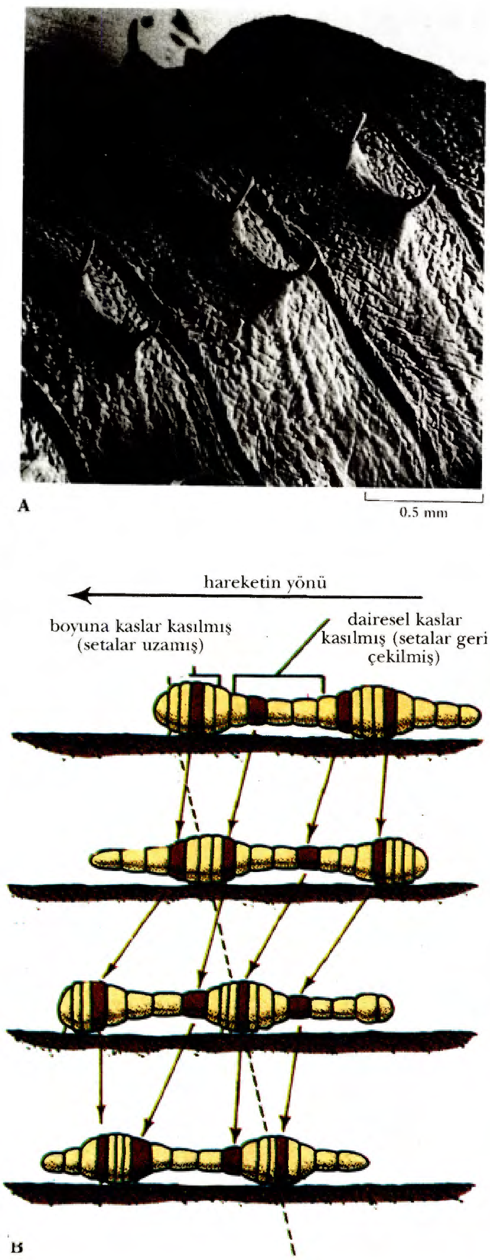
milimetrenin kesirleri kadar ilerler. Daha sonra bu noktalar, dalga geriye doğru geçince, zemini kavrar ve daha fazla noktanın kendilerine doğru çekildiği tutunma noktaları oluştururlar. Bu tip bir yer değiştirme hareketinde vücudun dairesel kaslarından ya da vücut bileşenlerinin hidrostatik özelliklerinden çok az yararlanılır.

Birçok hayvanda vücut duvarının kas lifleri boyuna ve dairesel tabakalar halinde yerleşmişlerdir. Bu iki tabakadaki lifler birbirlerine antagonistiktir–yani zıt etkiler yaratırlar. Boyuna kasların kasılması hayvanın boyunu kısaltır, dairesel kasların kasılması ise uzatır. Yarı sıvı vücut içeriği sıkıştırmaya karşı koyduğu ve böylece, bir ***hidrostatik iskelet*** işlevi gördüğü için, vücut hacmi değişmez ve kısalmanın etkisi, çap genişletilerek giderilir. Birçok yüksek hayvanın kemiksiz uzantısı bu yolla hareket ettirilir– örneğin dil, filin hortumu ve mürekkepbalığının tentakülleri.

Hidrostatik iskeletin bütünüyle vücut işlevleri için kullanıldığı durumlara topraksolucanı gibi bazı halkalısolucanlarda rastlanır. Bunlarda vücut boşluğu, bir dizi sıvı doku bölmelere ayrılmıştır (bakınız Şekil 31.13, s. 894). Vücut boşluğunun bu ***segmentasyon***una uygun olarak, kaslar da benzer bir segmentasyon gösterirler. Öyle ki, her bir vücut segmentinin kendine ait dairesel ve uzunlamasına kasları vardır. Böylece, hayvanın aynı anda vücudunun bir kısmını uzatırken diğerini kısaltması mümkün olur. Sonuç peristalsistir. Yani, önce boyuna, sonra da dairesel kasların aktivasyonuyla oluşan dönüşümlü kasılma dalgalarıdır. Bir segmentin uzunlamasına kasılması sırasında, seta olarak bilinen sert kısımlar dışarı doğru çıkıntı yaparak tutunma sağlarlar (Şekil 37.3).

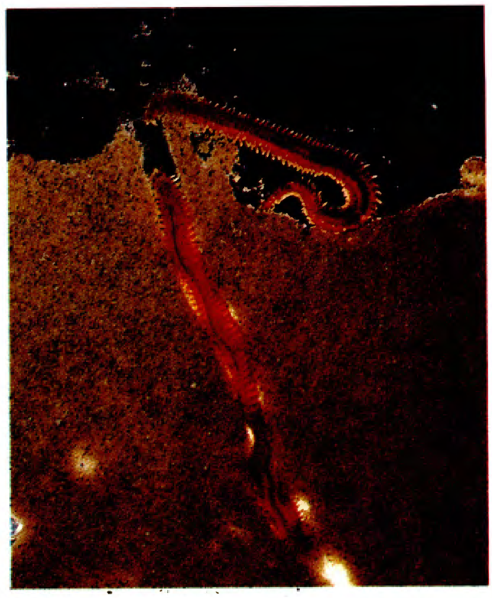
Bölünmemiş vücut boşluğuna sahip olan bir solucanda, sıvı basıncındaki değişiklikler vücudun her kısmına serbestçe iletileceği için, çeşitli lokalize hareketler yapmak bu derece kolay olamazdı. Kuşkusuz, segmentasyon beraberinde sinir sisteminin bir dereceye kadar segmental organizasyonunu ve nefridiyumlar gibi diğer bazı organların seri tekrarını da getirir.

Mevcut bulgular, annelit tipi segmentasyonun tünel kazma için bir uyum olarak ortaya çıktığına işaret etmektedir. Bölümlere ayrılmış hidrostatik iskelet, peristaltik dalgalarla harekete yardımcı olmaktadır. Bu da toprak içinde ilerlemeyi ve toprak partiküllerini iki yana itmeyi sağlar. Her ne kadar peristaltik dalga hareketleriyle tünel açabilen çok sayıda segmentsiz solucan varsa da bunların hiçbirinde tünel kazma hareketi sürekli ve verimli değildir.



37.3 Topraksolucanlarında hareket oluşturmak için setae ve peristalsisin birlikte kullanımı
(A) Bir topraksolucanına ait bu taramalı EM, her segmentteki kılbenzeri setayı göstermektedir. (B) Burada temsil edilen 20 segmentli topraksolucanı, hareket etmek için hidrostatik iskeletini kullanmaktadır. Bazı segmentler daha koyu renkte gösterilmişler ve ayırdetmeyi kolaylaştırmak için oklarla bağlanmışlardır. Segmentin boyuna kasları kasılınca, segment kısalıp kalınlaşır ve setalar, solucanın zemine tutunması için uzar. Segmentin dairesel kasları kasılınca bunun tersi olur; segment uzayıp incelir, zeminle bağı kesilip ileri doğru uzar. Peristalsis–dairesel ve boyuna kasların dönüşümlü kasılma dalgaları– topraksolucanının hareket etmesini sağlar. Bir peristaltik kasılma dalgasının ilerlemesi kesikli çizgiyle belirtilmiştir.

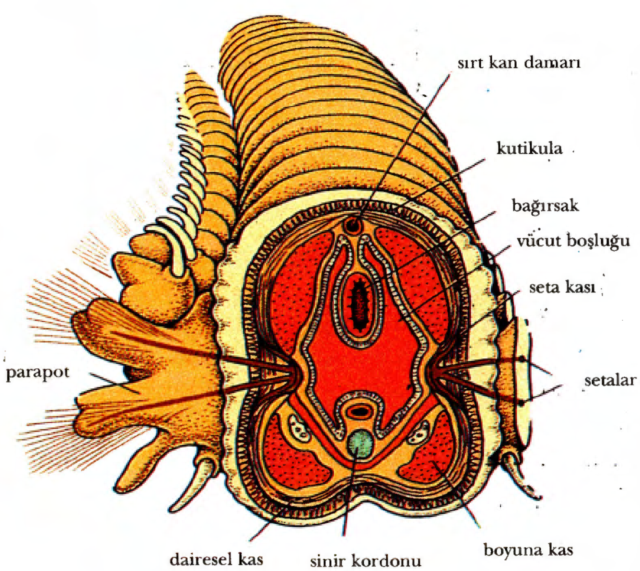
Birçok deniz halkalısolucanında, her segmentte bir çift yan çıkıntı bulunur. Prapot (Şekil 37.4) adı verilen bu yapılar, ilk olarak daha çok hareketsiz halkalısolucanın içinde yaşadığı tüplerde solunum ve beslenme amaçlı akıntılar yaratmak üzere ortaya çıkmış olabilirler. Hala da bu şekilde, ilkel solungaçlar ve hareket etmeyi sağlayan uzantılar olarak işlev görüyor olabilirler. Parapotları özellikle hareket için iyi uyum yapmış halkalısolucanlar, boyuna ve dairesel tabakalar halinde yerleşmiş kaslara ek olarak, değişik açılarda uzanan büyük kaslara sahiptirler. Bu kaslar kısmen, hidrostatik iskelete karşı koyan kaslara karşı kasılırlar; fakat kısmen de, topraksolucanınkinden daha sert ve daha az esnek bir kutikulaya sahip olan vücut duvarına karşı kasılırlar. Bu kutikula o kadar serttir ki, vücut çevreleri sabit kaldığından ve çok az dönüşümlü şişip kasılma hareketi yapılabildiklerinden, bunlar genellikle peristaltik kasılmalar yoluyla hareket etmezler (Şekil 37.5). Birçoklarında, her ne kadar vücut duvarı kaslarında segmentasyon varsa da, topraksolucanlarında ve akrabalarında görülen yüksek derecede iç segmentasyon yoktur. Büyük bir olasılıkla, yumuşak gövdeli halkalısolucanlar (topraksolucanı gibi) ve eklembacaklılar, bu genel atasal tip solucanlardan evrimleşmişlerdir.



37.4 Parapotlu deniz solucanları (*Nereis diversicolor*) Solucanlar, küçük besin partiküllerini ve uygun miktarda oksijeni, dalgalanan parapotların, hayvanın içinde yaşadığı tüp biçimindeki tünellerde su akımları oluşturmasıyla alırlar. Kan damarlarınca zengin olan parapotlar, aynı zamanda solungaç işlevi de görür (bakınız Şekil 28.10, s. 802).

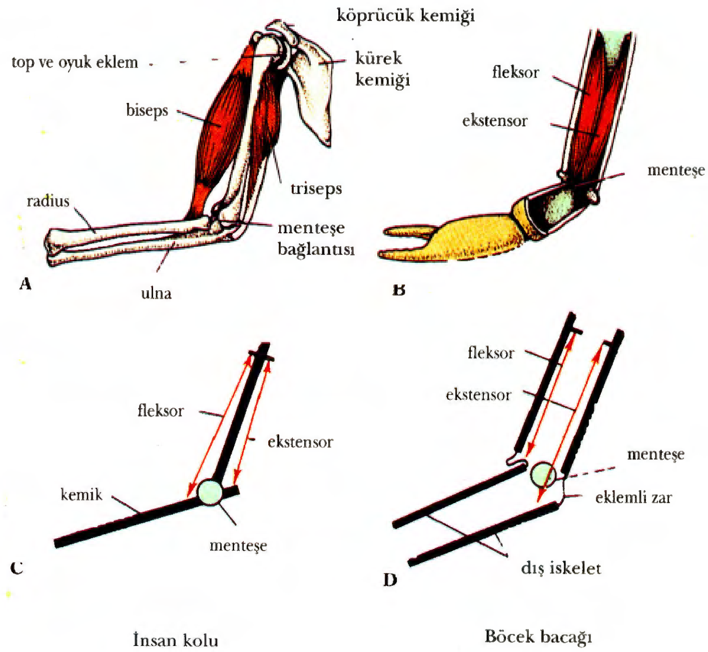
SERT VE EKLEMLİ İSKELETLİ HAYVANLAR

Dış iskeletlere karşı iç iskeletler Eklembacaklılar ve omurgalılar çokhücreli hayvanlar içinde en hareketli olanlarıdır. Her iki grup da hareketli eklem –bacaklar ve bazen kanatlar– çiftlerine sahiptirler. Bunların hiçbiri, kaslarının karşı koyduğu mekanik direnç bakımından hidrostatik iskelete bağımlı değildir. Bunun yerine, sert ve eklemli bir iskelet geliştirmişlerdir. Bu iskelette kaslar öyle yerleşmişlerdir ki, bir uçları iskeletin bir bölümüne bağlıyken, diğer uçları farklı bir bölümüne bağlanmıştır (Şekil 37.6). Böylece kas kasıldığı zaman iskelet iki bağlantı noktası arasında bükülür. Eklembacaklıların ve omur-



37.5 Bir deniz halkalısolucanı
Deniz halkalısolucanı *Nereis*'in bir segmentine ait olan bu enine kesit, dairesel ve boyuna kaslar ile sert dış kutikulayı göstermektedir. Bu güçlü kutikulanın evrimsel olarak ortadan kalkması, topraksolucanı gibi yumuşak gövdeli halkalısolucanlarda peristaltik hareketi mümkün kılmıştır. Deniz halkalısolucanlarında kaslar hem kanın pompalanmasını hem de hayvanın gövdesini yılanınkine benzer biçimde kıvırmasını ve bu sayede okyanus tabanı içinde ilerlemesini sağlayan iç peristalsisi oluştururlar. Parapotlar içten, kutilkuladan sert setaların iç uçlarına uzanan kaslar aracılığıyla kürek gibi hareket ettirilir.

37.6 Bir insan kolundaki ve bir böcek bacağındaki kasların ve iskeletin mekanik düzeni
(A) İnsan kolunun bisepsi kasıldığı zaman kol dirsekten bükülür. Triseps zıt etkiye sahiptir ve kasıldığı zaman alt kol uzar. (B) Böcek bacağındaki fleksör ve ekstensör kaslar da, kaslar iskeletin içinde olmasına karşın aynı etkiye sahiptir. Bu örnekteki eklemler o şekilde düzenlenmiştir ki, her segment büküldüğünde komşularıyla dik açı yapar. Kıskacın iki " parmağından " sadece birinin hareket edebildiğine dikkat edin. (C–D) Bu iki basit kaldıraç– eklem stratejisi arasındaki benzerlikler bu şekillerde görülebilir.



galıların iskelet ve kas sistemleri, birçok bakımlardan çarpıcı benzerlikler gösterir. Fakat bu iki büyük hayvan grubu tamamen farklı atasal kökenlerden evrimleşmiştir. Dolayısıyla, çarpıcı benzerliklerinin yanısıra, bu iki grubun iskelet ve kasları önemli farklılıklar gösterirler. İki hayvan grubu da aynı problemlere karşı birçok benzer uyumlar geliştirmişlerse de bu uyumlara tamamen farklı yollardan ulaşmışlardır.

Eklembacaklılar ile omurgalıların iskelet sistemleri arasındaki en belirgin farklılık, eklembacaklıların bir ***dış iskelete*** –içindeki bütün kasları ve organları örten sert bir vücut örtüsü– omurgalıların ise bir ***iç iskelete***– organizmanın içinde kasların bağlandığı bir çatı– sahip olmalarıdır. Her iki tip iskelet de, kasların kasılması için destek oluşturmalarının yanısıra, hayvanlara şekil verme ve yapısal destek oluşturma bakımından da önemlidir. Bu, destek için suyun bulunmadığı karasal ortamda yaşayan hayvanlar için özellikle önemlidir. Bu açıdan iskelet sistemleri, kara bitkilerinin büyümesi için kritik bir etmen olan ksilemlerle analogturlar. Epidermis tarafından salgılanan ve hücresel olmayan materyalden oluşan dış iskelet, daha yumuşak vücut kısımları için koruyucu bir zırh ve karasal eklembacaklılarda aşırı su kaybını önleyen balmumumsu bir bariyer olarak da görev yapar.

Dış iskelet vücut büyümesi bakımından güçlükler yaratır. Bu nedenle, vücudun büyümesine izin vermek üzere, periyodik olarak atılıp yerine yenisi yapılır. Bunun ötesinde, her hangi bir dış iskelet sisteminin mekaniği hayvanın olası büyüklüğünü sınırlayıcı bir etki yaratır. Bir hayvanın ağırlığı onu hacminin bir fonksiyonu olduğuna göre (uzunluk x genişlik x yükseklik), hayvanın doğrusal boyutlarının iki kat artması, onun ağırlığını 8 kat arttırır (yani 2^3). Bu ek ağırlığı des-

tekleyebilmek için örneğin eklembacaklıların silindirik dış iskeleti orantısız olarak kalınlaşmalı, ağırlaşmalı ve uzamalıdır. Sonuç olarak, ıstakoz gibi tüm büyük eklembacaklılar suda yaşarlar; ağırlıklarının gerektirdiği desteğin çoğunu içinde yaşadıkları suyun kaldırma gücü karşılar.

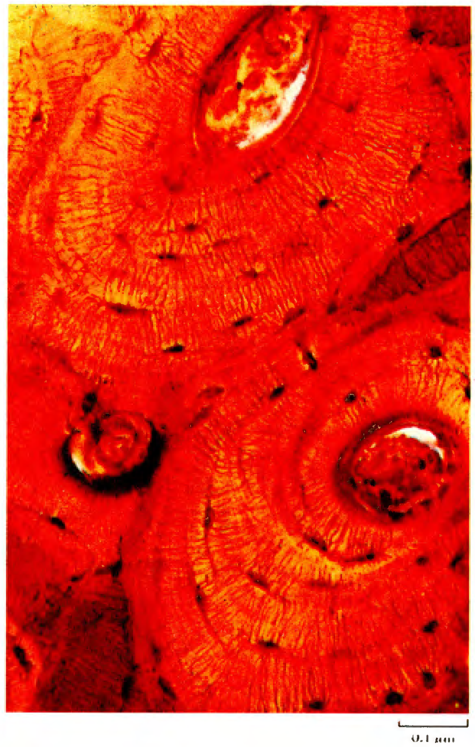
Aynı sınırlamalar, daha az şiddetle, omurgalılar için de geçerlidir. Hayvanın duyarlı iç organlarına destek ve koruma sağlayan iç iskelet, büyük hayvanlarda orantısız ağırlık artışı için yeteri kadar güçlü olmalıdır. Filler anteloplarınkinden daha kalın kemiklere sahiptirler ve en büyük memeliler olan balinalar, büyük eklembacaklılarda olduğu gibi, suculdurlar. Fakat iç iskeletin iki avantajı vardır Dış iskeletten daha güçlü materyallerden yapılmışlardır ve kendisine bağlı kasları dıştan sarmalamak yerine onların içinde yer almıştır. Bir dış iskeletin duvarları tarafından sınırlanmamış olan kaslar (Şekil 37.6 C–D) nispeten büyük bir hacme sahip olan bir vücudu desteklemek için yeterli büyüklüğe ulaşabilirler. Küçük hayvanlarda dış ve iç iskeletler hemen hemen aynı etkinliktedir ve çok küçüklerde dış iskelet büyük bir olasılıkla daha verimlidir.

Omurgalılarda iskelet ve kas sistemleri Omurgalı iskeletleri, esas olarak daha önce değinilen (bakınız s. 710-711) iki tip bağ dokudan, kemik ve kıkırdaktan oluşur.

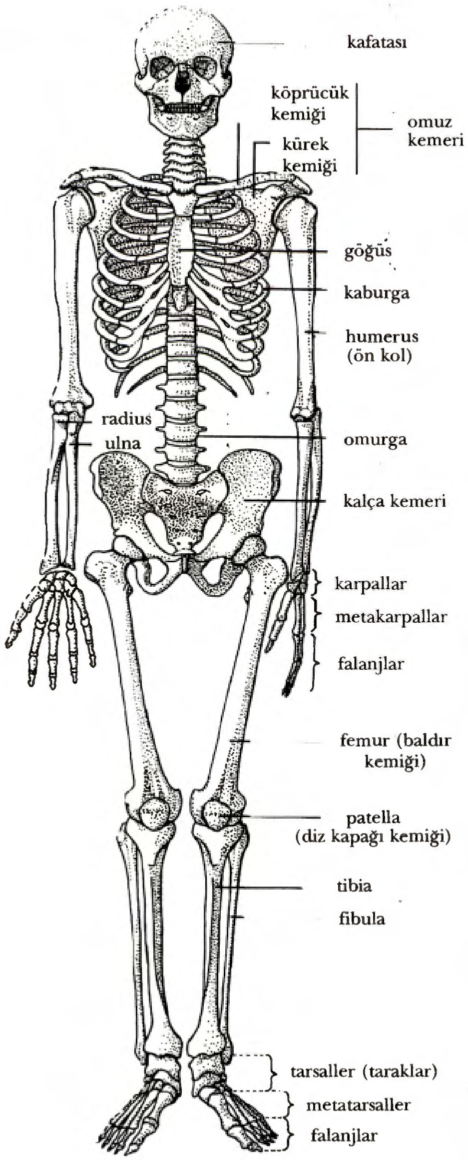
Kıkırdak dayanıklıdır; fakat kemik kadar sert ya da kırılgan değildir. Tüm omurgalı embriyolarında iskeletin esas bileşenidir ve bazı ergin omurgalılarda özellikle köpekbalıkları, vatozlar ve kedibalıklarında kıkırdak iskelet tüm yaşam boyunca varlığını korur. Fakat omurgalıların çoğunda, gelişme ilerledikçe kıkırdağın yerini giderek kemik alır. Buna karşın, kaburgaların ucu, eklem yüzeyleri, larinksin (gırtlak) ve trakenin (nefes borusu) duvarı, dış kulak ve burun gibi katılığın ve esnekliğin birarada gerektiği yerlerde bir miktar kıkırdak korunmuştur.

Bazı kemikler kısmen süngerimsidir. Bunlarda sert bir çubuk ağı ve bunun çevresinde içi ilikle dolu boşluklar bulunur. Diğer kemikler daha sıkıdır ve bunların sert kısımları, içinde mikroskopik boşluklar bulunan kesintisiz bir kütle oluşturur. Kol ve bacağınki gibi uzun kemiklerin şaftları, geniş bir merkezi ilik boşluğunu çeviren sıkı kemikten oluşur. Erişkinlerde uzun kemiklerin şaftlarının boşluklarındaki ilik esas olarak sarı yağlı tiptendir. Buna karşın kaburgalar ve kafatasının yassı kemiklerindeki ve uzun kemiklerin uçlarındaki ilik kırmızı tipten olup kan hücrelerinin yapımında aktiftir. Bu iki tip ilik arasında kesin bir ayırım yoktur ve birarada bulunabilirler. Hatta en tipik kırmızı ilikte yaklaşık %70 oranında yağ bulunur.

Sıkı kemik, ***Haversian sistemleri*** denilen yapısal birimlerden oluşur (Şekil 37.7). Bu birimlerden her biri düzgün olmayan silindir biçimindedir ve mikroskopik bir Haversian kanalının çevresinde, iç içe daireler düzeninde yerleşmiş sert inorganik matriks tabakalarından oluşmuştur. Kan damarları ve sinirler bu kanal boyunca yerleşmişlerdir. Düzensiz şekilli kemik hücreleri, sert matriks tabakalarının birbirleriyle temas ettikleri yüzeyler boyunca yerleşmiş küçük boşluklara saçılmış olarak yerleşmişlerdir. Kemik hücreleriyle Haversian kanallarındaki kan damarları arasındaki madde alış verişi, sert matriks tabakaları arasında uzanan kanalikuli (küçük kanallar) yoluyla olur.



37.7 Haversian sistemlerini gösteren, kemik enine kesitinin fotoğrafı
Her bir Haversian sistemi yuvarlağa yakın bir alan halinde görülmektedir. Her sistemin ortasındaki açık renkli dairesel çekirdek, içinden kan damarlarının geçtiği Haversian kanalıdır. Haversian kanalının çevresinde bir dizi, iç içe yerleşmiş sert lameller vardır. Lameller arasındaki uzun koyu alanlar lakun adı verilen boşluklardır ve buralarda kemik hücreleri yer alır. Merkezi kanaldan çıkıp ışınsal olarak lamelleri kateden ve lakünlere ulaşan çok sayıdaki çok ince koyu çizgi, içinden doku sıvısının difüze olduğu kanalikulilerdir.



Omurgalıların iskeleti iki bileşene ayrılır: (1) Aksiyal iskelet. Kafatası ile vertebral kolon (omurga) ve ona bağlı göğüs kafesinden oluşan esas boylamasına kısımdır ve (2) Apendiküler iskelet. Uzantı çiftlerinin (yüzgeçler, bacaklar, kanatlar) ve bunlara bağlı pektoral ve pelvik kuşakların kemiklerini içerir (Şekil 37.8). Bazı kemikler birbirlerine hareketsiz eklemlerle ya da bağlarla bağlanmışlardır. Örneğin hep birlikte kafatasını oluşturan çok sayıdaki küçük kemikler. Fakat diğer bir çoğu, hareketli eklemlerle ***ligamentler*** aracılığıyla birarada tutulur. Kemiklere ***tendonlar*** aracılığıyla tutunmuş olan iskelet kasları, etkilerini bu hareketli eklemlerde iskeleti bükerek gösterirler. Bükülmeyi sağlayan güç, her zaman, kasılan kasların uyguladığı çekme gücüdür; kaslar aktif olarak itemezler. Büküldükten sonra düzelme ya da ters yöne bükülme farklı kasların kasılmasıyla başarılmalıdır.

Eğer bir kas, aralarında bir ya da daha fazla eklem olan iki kemiğe bağlıysa, bu kasın kasılması genellikle bu iki kemikten sadece birisinin hareketine yol açar; diğeri başka kaslar tarafından, nispeten hareketsiz tutulur. Esasen hareketsiz olan kemiğe bağlı kasın ucu–genellikle kol–bacak kaslarının proksimal (yakın) ucu– ***orijin*** olarak adlandırılır. Hareketli kemiklere bağlı kasların ucuna ise–genellikle kol–bacak kaslarının distal (uzak) ucu–***insersiyon*** adı verilir. Hareketli kemikler, dayanak noktası eklemde olan kaldıraç sistemleri gibi davranırlar. Bazen bir kasın, aynı ya da farklı kemiklere bağlı birden fazla orijini ya da insersiyonu olabilir. Herhangi bir kasın kasılması sonucunda meydana gelen etki, esas olarak, onun orijinlerinin ve insertiyonlarının tam pozisyonuna ve bunların arasındaki eklem tipine bağımlıdır.

Aslında, normal koşullar altında, izole kaslar kasılmazlar. Sinir sistemi, antagonistik gruplar halinde görev yapan tüm kaslara impulslar gönderir– bir grup kas güçlü bir kasılma yaptığı zaman bir antagonistik grup daha zayıf bir çekme uygulayarak hareketin ince ayarını yapar. Bunun da ötesinde, bu bilinen kontrol prensibi, gerektiğinde antagonistik kasın hareketi ters yönde gerçekleştirebilmesini sağlar. Buna ek olarak, diğer kaslar (sinerjistler), harekete daha da fazla yön verip onu sınırlayabilirler. Dolayısıyla, bir kasın etkisini anlamak için, kasın kendi orijinlerine ve insersiyonlarına ek olarak, onun antagonistlerinin ve sinerjistlerinin de pozisyonları, hareketleri ve ilişkileri bilinmelidir. En basit bir hareket–örneğin bir adım atma-bile çok sayıda kasın işe karıştığı karmaşık ve koordine bir aktiviteyi içerdiğine göre, bir izole kasın fizyolojisini anlamak sınırlı bir değer taşır. Çeşitli eklem tipleri ve çok sayıdaki kas–eklem düzeni, makaraların, kaldıraçların, askıların mekanik prensiplerini kullanır ve biyomühendislik ve biyomekanikle ilgilenenler için cazip bir çalışma konusu oluşturur.

Kas tipleri Omurgalılarda üç tip kas ayırdedilir: İskelet kası, düz kas ve kardiyak (kalp) kası.

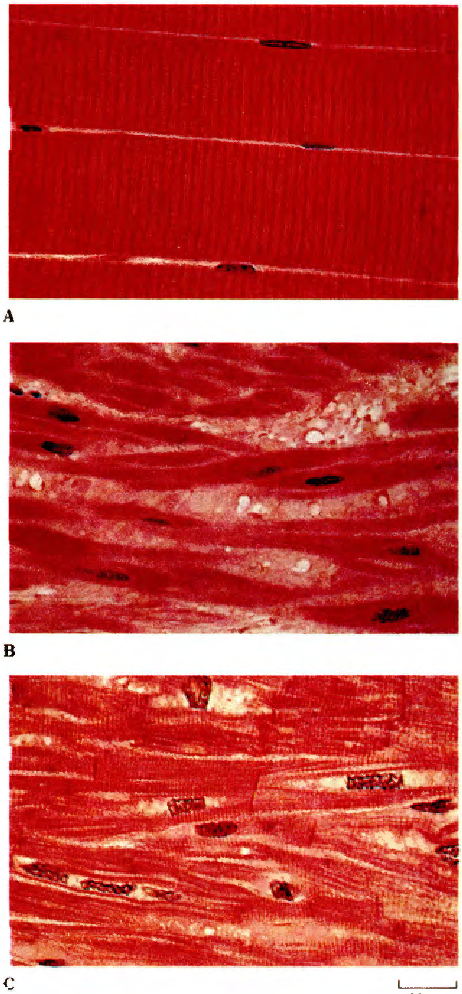
İskelet kası (aynı zamanda istemli kas ya da çizgili kas olarak da adlandırılır) kol ve bacakların, gövdenin, yüzün, çenelerin, göz kürelerinin, vb. hareketlerini sağlar. Omurgalı vücudunda en fazla bulunan kastır. Yaygın olarak, et dediğimiz şey çoğunlukla iskelet kasıdır. Her bir iskelet kası hücresi– ya da çok kere adlandırıldığı gibi kas teli– kabaca silindirik olup birçok çekirdek içerir ve içinde çizgi olarak

adlandırılan açık ve koyu bantlar uzanır (Şekil 37.9 A). Teller bağ doku ile sarmalanıp demetler oluştururlar. Bunlar da yine bağ doku ile çevrilip kasları meydana getirirler. Dolayısıyla bir kas, birçok kas fibresinden oluşan demetlerin biraraya gelmesiyle şekillenen bir yapıdır, tıpkı bir sinirin birarada tutulan bir çok sinir telinden meydana geldiği gibi. İskelet kası somatik sinir sistemi tarafından sinirlendirilir.

İki tip iskelet kası vardır: ***Kırmızı kas*** (ya da yavaş kas) ve ***beyaz kas*** (ya da hızlı kas). Kırmızı kas bol kan alır, çok sayıda mitokondrisi vardır ve bol miktarda ***miyoglobin*** (hemoglobine benzeyen, oksijenle zayıf bir bağ yapıp onun kasta depolanmasını sağlayan bir bileşik) taşır. Kırmızı kas, temel enerji kaynağı olarak yağ asitlerini okside eder. Yavaş kasılır ve belirgin bir yorgunluk göstermeden uzun süre aktivite göstermek için özelleşmiştir. Bunun aksine, beyaz kas daha sınırlı kan alır, az sayıda mitokondrisi vardır ve yine az miktarda miyoglobin taşır. Enerji kaynağı olarak hemen tamamen glikojenin anaerobik yıkımına bağımlıdır. Çok hızlı kasılmalar için özelleşmiştir ve büyük gerim oluşturur; fakat çabuk yorulduğu için bu kısa sürer. Tavuğun beyaz ve kırmızı eti, bu iki tip kasa tanınmış bir örnek oluşturur. Bacağın kırmızı (siyah) eti esas olarak, sürekli dolaşmak için gerekli daha yavaş, çok dayanıklı kırmızı kastan oluşurken, beyaz göğüs eti, büyük ölçüde, tehlikeden ani kaçışlar için gerekli hızlı, az dayanıklı beyaz kastan yapılmıştır. Bunun aksine, uzun mesafeler uçan kuşların göğüs ve kanat kasları, beyazdan çok kırmızı kastan oluşmuşken, tavşan gibi, nispeten hareketsiz hayvanların bacak kaslarında beyaz teller hakimdir ve bunlar bacaklarını hızlı kaçışlar için kullanırlar. İnsanlarda, vücut ağırlığına uzun süre karşı koyacak bacak kasları çoğunlukla kırmızıyken, kol kası telleri beyazdır.

Düz kas (aynı zamanda viseral kas, iç organ kası da denir), sindirim kanalı, idrar kesesi, çeşitli kanallar ve diğer iç organ duvarlarındaki kas tabakalarını oluşturur. Aynı zamanda arterlerin ve venlerin duvarında da bulunur. Düz kas hücreleri ince, uzun ve genellikle uçları sivri hücrelerdir (Şekil 37.9 B). Her birinde bir çekirdek vardır. Teller çizgili değildir. Demetler yerine kas katmanları oluştururlar. Düz kas, otonom sinir sistemi tarafından donatılır. Bağırsak duvarı ve uterus gibi bazı vücut kısımlarında, komşu düz kas hücreleri iletişim bölgeleri aracılığıyla birbirlerine bağlanmıştır (S. 122'de açıklandı). Bunun sonucu, bütün kasın tek bir birim gibi kasılmasını sağlayan elektriksel bağlantıdır.

Esas olarak, organizmanın dış çevresine uyum göstermesini etkileyen omurgalı iskelet kası ile içteki değişimlere yanıt oluşturan hareketleri gerçekleştiren omurgalı düz kası arasındaki işlevsel farklılıkların temelini bunların fizyolojik özellikleri arasındaki farklılıklar oluşturur. İskelet kası hücreleri sadece bir sinir teli tarafından donatılır ve sinir impulsu tarafından uyarılınca, kasılıp; kendilerine impuls gelmediği zaman gevşerler. Bunun aksine, düz kas hücreleri genellikle iki sinir teli alırlar. Bunlardan biri simpatik sistemden diğeri parasimpatik sistemden gelir. Kas, bunlardan birinin uyarmasıyla kasılırken, diğerinin uyarmasıyla kasılması inhibe olur. Sinir bağlantıları olmaksızın, iskelet kası normal işlev göremez ve siniri kesildiği zaman dejenere olur. Düz kas ise (kalp kası da böyledir) genel-

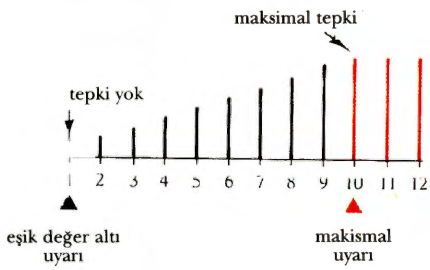

A

B

C

20 μm

37.9 Üç tip omurgalı kas telinin fotoğrafları
(A) Bir maymundan alınan dört iskelet kası teli parçası. Her tel, dış kılıfta yerleşmiş çekirdeklere sahiptir ve açık ve koyu bantlarca katedilmiştir. (B) Bir insan kan damarına ait mekik şeklindeki düz kas telleri. (C) İnsan kalp kası. Kalın koyu renkli çizgiler, bir hücrenin bitip diğerinin başladığı interkal disklerdir. Kalp kası hücreleri genellikle dallanma gösterirler ve böylece karmaşık bir üç boyutlu ağ yapısı oluştururlar.



37.10 Bir kasın çeşitli şiddetlerdeki uyarımlara karşı verdiği tepki
Numaralar, uyarımın şiddetini, çizgilerin yüksekliği kasın tepkisinin gücünü göstermektedir. 1. Uyarım çok zayıftır ve hiç tepki yaratmaz; bu eşik altıdır. 2. Uyarım biraz daha güçlüdür ve kasın kasılması için gerekli eşiğin üstündedir. 3 ile 10 arasındaki uyarımların her biri bir öncekinden daha güçlüdür ve bunların her biri giderek artan bir tepki meydana getirirler. 11. ve 12. uyarımlar 10.dan daha güçlüdür. Fakat kas bunlara karşı daha güçlü bir tepki vermez. Bu da 10.nun en güçlü tepkiyi yarattığını gösterir.

likle, herhangi bir sinir uyarımı olmaksızın kasılır. Bu, bağırsağın peristaltik kasılmalarında genellikle görülen durumdur.

Daha başka farklılıklar da vardır: İskelet kasının kasılması daha hızlıdır; fakat düz kas daha uzun süre kasılı kalır. İskelet kası elektriksel uyarıma düz kastan daha duyarlıdır. Düz kas ise kimyasal uyarıma daha duyarlıdır. İskelet kasının dinlenme durumundayken belirli bir uzunluğu vardır; düz kasın ise yoktur. Buna karşın düz kas gerilmeye yanıt olarak daha kolay kasılır. Son olarak ve en önemlisi, düz kas yavaş; fakat enerji bakımından verimlidir. Aynı güçteki bir kasılma için iskelet kasının kullandığı ATP'nin %10'unu kullanır.

Kalp kası kalbi oluşturan doku olup hem iskelet kasının hem de düz kasın bazı özelliklerini taşır. Telleri, iskelet kası telleri gibi çizgilidir. Fakat düz kasta olduğu gibi otonom sinir sistemi tarafından donatılmıştır ve aktivitesi düz kasınkine daha çok benzer. İki kalp kası telinin (hücresinin) yan yana geldiği yerlerde komşu zarlar birbirleriyle o kadar sıkı ve karmaşık ilişki kurmuşlar ve o kadar çok desmozom ve diğer fibröz bağlarla bağlanmışlardır ki, uzun yıllar bu alanlar hücresel bağlantı bölgeleri olarak tanımlanmamıştır. Bu bağlantı bölgeleri ışık mikroskobu altında, koyu renkli diskler halinde görülür ve bunlara interkal diskler denir (Şekil 37.9 C).

Bu kas tanımları bütün yönleriyle omurgasız hayvanların kaslarına uygulanamaz. Böceklerin tüm kasları çizgilidir. Hatta iç organlarının duvarındakiler bile. Diğer birçok omurgasızlarda ise sadece düz kas bulunur. Bazı omurgasızlar, aynı hareketi iki farklı yolla yapmalarını sağlayan düzenlemeler geliştirmişlerdir. Kabuklarını açıp kapayarak yüzen pektenlerde iki set kabuk kapayıcı kas teli vardır. Bunlardan çizgili olanlarının hızlı ve kısa süreli hareketi yüzmede kullanılırken, daha yavaş; fakat uzun süreli aktivite gösteren düz set, pekten dinlenirken ya da bir avcının hücumuna uğradığı zaman, kabukları sıkıca kapalı tutmak için kullanılır.

KAS AKTİVİTESİNİN FİZYOLOJİSİ

İSKELET KASININ KASILMASININ GENEL ÖZELLİKLERİ

Tek bir kas teli, sadece bir uyarım, eşik değerde şiddete, süreye ve hıza sahipse tepki gösterir ve bu bakımdan bir sinir telini andırır. Sinir hücrelerinde olduğu gibi, dinlenme durumundaki omurgalı kas telleri de ya hep–ya hiç kuralına uyarlar. Eğer vücuttan izole edilmiş bir omurgalı kas teline eşik değerinin üzerindeki şiddette bir uyarım uygulayacak olursak, uyarımın şiddeti ne olursa olsun, (kasa hasar verecek kadar büyük olmamak koşuluyla) aynı dercede kasılma elde ederiz.

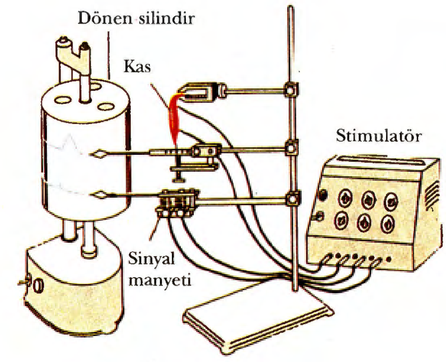
Fakat, izole ve dinlenme durumundaki kas telinden alınan bu tepki tanımı çeşitli soruları yanıtsız bırakır. Bir kere, bir tek izole kas teli ya hep–ya hiç kuralına uygun tepki verirken el değmemiş kaslar bu kurala uymaz. Bir kalemi kaldırmak için kullandığımız aynı kası 10 kg'lık bir ağırlığı kaldırmak için de kullanabiliriz ve bir kasın, uyarımın şiddetine bağlı olarak değişen tepkiler verdiği laboratuvarda

kolayca gösterilebilir. Bir kurbağa bacağı kasının uyarıldığında gösterdiği kasılmayı ölçtüğümüzü varsayılım. Eğer eşik değer şiddetinin hemen üzerinde bir uyarı verirsek kas çok zayıf bir kasılma gösterir. Birkaç saniye sonra biraz daha güçlü bir uyarı uygularsak kas da biraz daha güçlü kasılarak yanıt verir. Uyarının gücünü arttırmak kasta daha da güçlü bir kasılma meydana getirir ve bu durum, uyarının gücünün daha da arttırıldığında tepkinin gücünün artık artmadığı bir noktaya ulaşılıncaya kadar sürer. Kas en güçlü tepkisini vermiştir (Şekil 37.10).

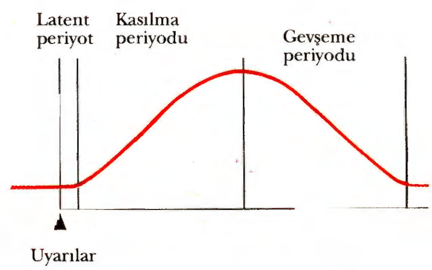
Eğer kas telleri ya hep–ya hiç tepkisi veriyorsa bu sonuçlar nasıl açıklanabilir? Bir açıklama, her kastaki birçok farklı kas teli arasındaki etkileşimi içerir. Örneğin bu tellerin eşik değerleri aynı olmadığından ve farklı kas telleri farklı sinirler aldığından ve bu sinirlerin hepsi de kası aynı anda uyarmadığından, eşik değerin üzerinde uyarımın şiddeti arttırıldıkça daha fazla kas teli uyarılacak ve verilen tepki de giderek artacaktır. Sonuçta bütün kas telleri tepki vermek üzere uyarılacak ve kas maksimum tepki düzeyine ulaşacaktır. Uyarılacak daha fazla kas teli kalmadığı için uyarımın gücünü daha da artırmak tepkiyi artırmayacaktır. (Bu durum sadece omurgalıların iskelet kası için geçerlidir. Omurgasızların çizgili kas telleri nadir olarak ya hep–ya hiç cevabı verirler. Bunun yerine uyarımın frekansıyla orantılı olarak kasılırlar)

Her ne kadar bir kastaki çeşitli kas fibrelerinin etkileşimi, dinlenme durumundaki ya hep–ya hiç tellerinin birlikte oluşturdukları, giderek güçlenen tepkinin bir kısmını açıklıyorsa da, her şeyi açıklamaz. Özellikle eğer tel tamamen gevşememişse. Kurbağa kasıyla yapılan deney, uyarımlar arasında belirli bir gecikmeyi gerektirir. Her yanıt tek bir kısa uyarım sonucu verilir ve tekrar uyarılmadan önce kasa tamamen gevşemesi için zaman verilmelidir. Bu tip bir kas cevabına ***basit sarsı*** denir. İzole bir kurbağa kasının bir kimografa tutturulduğunu varsayalım (Şekil 37.11). Öyle ki, kas her defasında bir elektrik akımıyla uyarıldığında, kimografın dönen silindiri üzerine yazan bir kaldıracı hareket ettirsin. Kasın kasılması ne kadar güçlüyse kaldıraç o kadar yükseğe çekilecektir. Eğer bu kasa tek bir uygun uyarım verilirse hiç kasılma görülmeyen kısa bir süre geçer. Buna ***latent periyod***-kasın uyarılmasıyla kasılmanın başlaması arasındaki süre– denir ve genellikle 0.0025 ile 0.004 saniye arasında değişir (Şekil 37.12). Latent periyodu ***kasılma periyodu*** izler ve bunun hemen ardından bir ***gevşeme periyodu*** gelir. Bu üç faz, kasın tek bir basit sarsısını oluşturur.

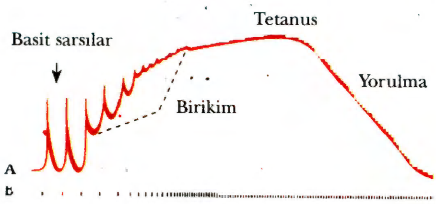
Şimdi, gevşek durumdaki bir izole kasa bir dizi hızlı uyarımlar verdiğimizi varsayalım. Bu durumda kas bir uyarımdan sonra tamamen gevşeyemeden ikinci uyarımı alacaktır. Böyle olunca da her bir uyarımın tek tek yol açacağından daha güçlü bir kasılma meydana gelir (Şekil 37.13). Kasılmaların ***birikimi***, ikinci uyarımın birinciye eklenmesi, meydana gelmiştir. Eğer ilk uyarı maksimumun altındaysa birikim kısmen, ikinci uyarıdan sonra ek kas tellerinin de uyarılması sonucunda meydana gelir. Fakat bu, öykünün tamamı değildir. Birikim, uyarımların her biri maksimum şiddetteyse de meydana gelir–yani kastaki tellerin tamamı her uyarımla aktive olurlarsa. Kas tel-



37.11 Kas kasılmasını çalışmaya yarayan kimograf aygıtı
Kağıtla kaplanmış olan kimograf silindiri sabit bir hızda döner. Kas o şekilde yerleştirilmiştir ki, kasılınca, dönen silindir üzerine yazan bir ucu kaldırır. Bir stimulatörden kasa ve aynı zamanda, ikinci bir ucu hareket ettiren bir sinyal manyete, teller bağlıdır. Kasa bir uyarı gönderildiği anda sinyal ucu da sapar ve dönen silindir üzerine çizmekte olduğu çizgide bir pik oluşturur. Resimde böyle bir pik gösterilmiştir. Bu pik uyarımın tam olarak ne zaman verildiğini belirtir. Uyarı kasın kasılmasına yol açar ve bağlı olduğu ucun kalkarak dönen silindir üzerinde çizmekte olduğu çizgide de buna karşılık gelen bir yükselme olur. Kas gevşeyince uç ve çizdiği çizgi aşağı inerler. Böylece, kimograf silindiri üzerine çizilen çizgi bize bir kasın kasılmasının kaydını verir.



37.12 Bir basit sarsının kimograf kaydı
En duyarlı kimograflarca bile kaydedilemeyecek kadar kısa olan latent periyot burada abartılı olarak gösterilmiştir.



37.13 Kas cevabında birikim ve tetanus
Uyarımlar (B çizgisi) zamana yayılırsa, kas bir sonraki uyarımdan önce tamamen gevşemeye zaman bulur ve basit sarsılar oluşur. (Silindir, Şekil 37.12'dekinden çok daha yavaş döndüğü için her bir basit sarsı sivri zirveler halinde kaydedilmiştir). Uyarımın frekansı arttıkça, kas bir kasılmadan sonra, bir sonraki uyarı gelmeden önce tamamen gevşemeye zaman bulamaz ve yeniden kasılır. Sonuç birikimdir–basit sarsıların her birinden daha güçlü (dolayısıyla silindirde daha uzun zirveler oluşturan) kasılmalar. Eğer uyarılar çok sıksa, kas birbirini izleyen uyarılar arasında hiç gevşeyemez ve bunun sonucunda oluşan güçlü ve uzun süreli kasılmaya tetanus adı verilir. Eğer bu çok sık uyarı devam edecek olursa, kas yorulur ve kasılmayı sürdüremez.

lerinin fizyolojik durumunda aktivite sırasında meydana gelen bazı değişiklikler kasılma gücündeki artışın nedeni olmalıdır. O zaman, tek tek kas tellerinin ya hep–ya hiç cevabı verdikleri tam olarak doğru değildir. Her tel, tek bir uyarıma, eğer o uyarım eşik değer düzeyinin üzerindeyse ve tel gevşek durumdaysa, belirli bir kasılma gücüyle yanıt verecektir. Fakat eğer kasın iki uyarım arasında gevşemeye fırsat bulamayacağı sıklıkta uyarım verilirse kas biraz daha güçlü yanıt verecektir. İlk kasılma, teli, anlık olarak daha duyarlı duruma getiren kimyasal değişikliklere yol açar. Bu değişiklikler, kasılma sonrası açığa çıkan sıcaklık nedeniyle oluşan ısı artışı ya da aşağıda inceleyeceğimiz kasılma kimyasının ve bunun kontrolünün neden olduğu ikincil olayların bir sonucu olabilir.

Uyarımlar aşırı hızda geldiği zaman, kas birbirini izleyen uyarımlar arasında tamamen gevşeyemez. Bu durumda, tek tek kasılmalar birbirinden ayırdedilemez olurlar ve ***tetanus*** adı verilen tek bir kalıcı kasılma halinde birleşirler. Birikim için geçerli olan neden dolayısıyla, tetanus birikimin bir şeklidir, tetanik bir kasılma aynı kasın maksimum basit bir sarsısından daha büyüktür. Normalde, hareketlerimizin büyük yüzdesi bir basit sarsılardan çok, tetanik kasılmaları içerir; çünkü kasa bir anda çok sayıda sinir uyarısı gönderilir. Eğer bir tetanik kasılma uzun sürerse kas yorulmaya başlar ve uyarı aynı şiddette devam etse bile, kasılmasının gücü azalır. Yorulma büyük bir olasılıkla laktik asit birikmesi, depo enerji kaynaklarının tükenmesi ve diğer kimyasal değişiklikler sonucunda meydana gelir.

KASILMANIN MOLEKÜLER TEMELİ

Beklendiği gibi, kas kasılması için gerekli enerji ATP'den gelir. Fakat kasta o kadar az miktarda ATP depo edilir ki, bir kaç sarsı bunu hızla tüketir. Neyse ki, kasta bir başka yüksek enerjili fosfat depo edilmektedir. Omurgalılarda ve bazı omurgasızlarda, özellikle derisidikenlilerde, bu bileşik, bir yüksek enerjili fosfat grubunun azotlu organik asit kreatine bağlanmasıyla oluşan ***kreatin fosfat***tır. Birçok omurgasız benzer bir bileşik olan arjinin fosfatı kullanır. Bu iki bileşik-kreatin fosfat ve arjinin fosfat - ***fosfagenler*** olarak adlandırılır. Fosfagenler, kasın kasılma mekanizması için doğrudan enerji sağlayamazlar; fakat yüksek enerjili fosfat gruplarını ADP'ye vererek ATP oluşmasını sağlarlar ve ATP de kasılma için doğrudan enerji kaynağı oluşturur. Kasta, glikoliz mekanizması ve hücre solunumu hızlanana kadar geçen birkaç saniyelik zamanda güçlü bir kasılmaya yetecek kadar yüksek enerjili fosfat depo edilir.

Eğer kaslar fazla kullanılmıyorsa, fosfagen ve ATP deposunu yenilemek için kullanılan enerjinin çoğu besinlerin tamamen karbondioksit ve suya oksidasyonundan gelir. Solunum ve dolaşım sistemleri uyum gösterip aktif kaslara gönderilen oksijen miktarı aktarılana kadar geçen sürede kırmızı kaslarda oksidatif fosforilasyon için gerekli oksijenin bir kısmı oksijelenmiş miyoglobinden sağlanır. Hatırlayacağınız gibi (s. 1073), miyoglobin, kas hücrelerine özgü özel bir oksijen depolayıcı proteindir ve bol miktarda O_2 varken onunla zayıf bağ yapıp gereksinim artana kadar depolar.

Yoğun egzersiz ya da ağır bir cismin kaldırılması gibi aşırı kas aktivitesi sırasında kasların (özellikle beyaz kasların) enerji gereksin-

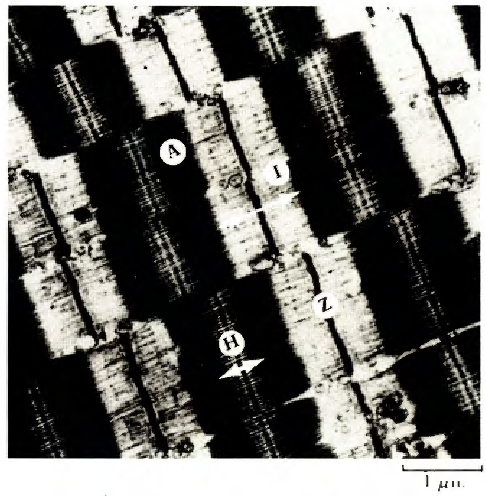
mesi, hiç yardım almadan sadece solunum tarafından karşılanamayacak kadar büyük olur; çünkü dokulara yeterli oksijen gereken hızda ulaştırılamaz. Bu koşullarda laktik asit fermentasyonu meydana gelir. Kaslar fazladan gereksinim duydukları enerjiyi sadece anaerobik yol olan glikolizden elde ederler ve fizyologların ***oksijen açığı*** dediği olayı meydana getirirler. Laktik asitin bir kısmı kasta depo edilir; fakat çoğu kan yoluyla hızla karaciğere taşınır. Aşırı aktivite sona erdikten sonra, güçlü ve hızlı nefes alma periyodu başlar. Bu yolla karaciğere bol 0_2 sağlanır. Böylece karaciğer laktik asiti piruvik asite dönüştürür. Karaciğer piruvik asitin bir kısmını, bu yolla elde edilen enerjiyi kullanarak okside eder ve laktik asitin geri kalanından yeniden glikojen sentezler. Bu yolla oksijen açığı kapatılmış olur.

Eğer ATP kas kasılması için acil enerji kaynağı ise, ATP kasılma işlemine nasıl katılıyor ve bu işlem nedir? Kasın analizi göstermiştir ki, kasılabilir kısımlarının en büyük bileşenleri iki protein, ***aktin*** ve ***miyozin***dir. Bölüm 5'de gördüğümüz gibi, miyozin ATP'yi bir konformasyon değişikliği için kullanıyor ve bu değişiklik de hareketi doğuruyor. Fakat kas içinde miyozin başka bir formda bulunur ve her iki protein düzenli çizgiler halinde yerleşmiştir. Bu yerleşim düzeninin kas hücrelerinin özel kapasitelerini nasıl yarattığına göz atacağız.

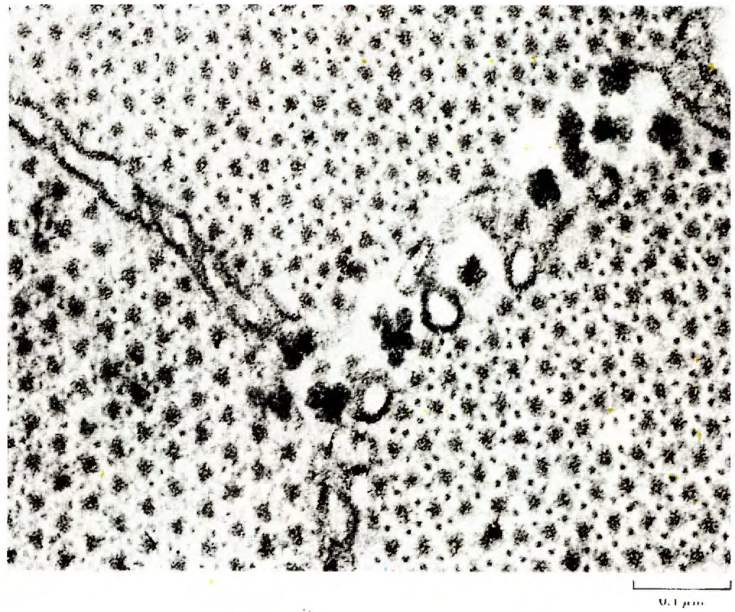
İskelet kasının özelliğinin açık ve koyu bantların oluşturduğu çizgiler olduğunu ve bunun bağ dokuyla bir arada tutulan çok sayıdaki kas tellerinden (hücrelerinden) oluştuğunu görmüştük. Daha yüksek büyütmeler, bu tellerin, 1–2 μm çapında olan ve aralarındaki sitoplazmada mitokondrilerin yerleşmiş olduğu çok sayıda ince miyofibrille dolu olduğunu açığa çıkarmıştır. Miyofibriller de bir parçası oldukları kasla aynı çizgili yapıyı gösterirler (Şekil 37.14). Oldukça geniş açık bantlarla koyu bantlar sırayla yerleşmişlerdir. Açık bantlara ***I bantları***, koyulara ***A bantları*** denir. Her bir koyu A bandının ortasında, A bandının geri kalan kısmından daha açık; fakat I bantlarından daha koyu bir bölge vardır ki buna ***H zonu*** adı verilir. Açık I bandının ortasında bulunan çok koyu çizgiye ***Z bandı*** denir. Bir Z bandından diğerine uzanan bölgenin tümüne ***sarkomer*** adı verilir. Sarkomerler kas kasılmasının işlevsel birimleridir.

İskelet kasının bu kadar tipik olan çizgileri işlevsel kasılabilir birimlerin yapısal bir yansıması olabilir mi? Çeşitli bulgulara göre, evet. Kimyasal analizler göstermiştir ki, miyozin A bantlarında, aktin ise I bantlarında yoğunlamıştır. Bunun da ötesinde, Cambridge Üniversitesinden A. F. Huxley, 1954'de, teller kasılınca bantların oransal genişliklerinin değiştiğini göstermiştir: I bantları ve H zonları daralmakta; fakat A bantları çok az değişmektedir. Sonuçta A bantları birbirine yaklaşmaktadır.

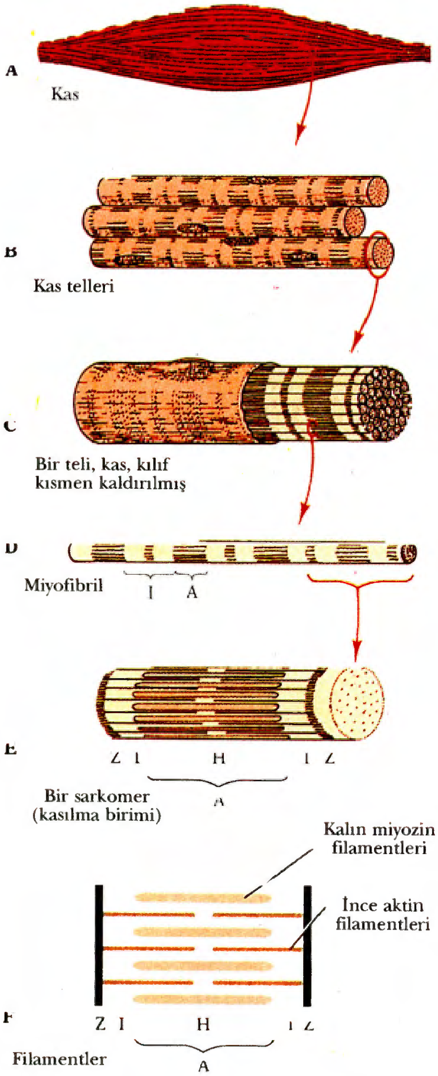
A. F. Huxley'in yüksek güçteki bir ışık mikroskobu altında deneylerini yürütmekte olduğu sıralarda, o zamanlar Londra'daki University College'de H. E. Huxley (aralarında akrabalık yoktur), kası elektron mikroskopla incelemeye başladı ve her miyofibrilde iki tip filament olduğunu buldu. Kalın ve ince olan bu filamentler çok ince bir düzende yerleşmişlerdi (Şekil 37.15). Bu ikisi, kalın olanlar sadece A bantlarında ve inceler esas olarak I bantlarında; fakat A bantlarına bir miktar uzanmış biçimde yerleşmişlerdir. Bu dağılım A bantlarının I bantlarının ve H zonlarının farklı görünümlerini açıklar. Her



37.14 Bir tavşanın iskelet kasının elektron mikroskop fotoğrafı
Miyofibriller mikrografik boyunca sol alttan sağ üste kadar çapraz olarak uzanmaktadırlar. Her biri dönüşümlü olarak yerleşmiş açık ve koyu bantlarla çizilmiş şeritlere benzemektedir. Geniş açık bantlar I bantlarıdır; her birinin ortasında dar bir Z bandı vardır. Geniş koyu bantlar A bantlarıdır; her birinin ortasında daha açık H zonları bulunur.



37.15 Kurbağa iskelet kasının enine kesitinin elektron mikroskop fotoğrafı İnce aktin filamentleri, kalın miyozin filamentlerinin çevresinde altıgen düzeninde yerleşmişlerdir. Bu enine kesitte, üç miyofibrilin kısımları görülmektedir. Bunlar sarkomerlerle bağlantılı bir yapı olan sarkoplazmik retikulum ile birbirlerinden ayrılmışlardır.



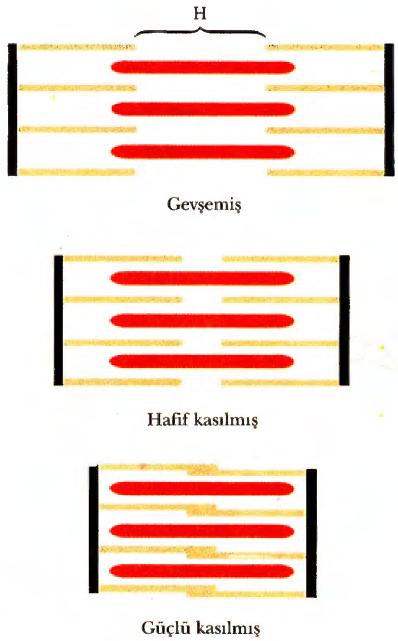
37.16 İskelet kasının bileşenleri
Yüksek büyütme altında miyofibrillerde görülen açık ve koyu bantların görünümü (D; Şekil 37.14'de de bakınız), her miyofibrildeki aktin ve miyozinin peşpeşe dizilmesi sonucunda ortaya çıkar. F'de gösterildiği gibi, A bandı kalın miyozin filamentlerinin uzunluğuna karşılık gelir (pembe). Daha açık H zonu, sadece kalın filamentlerin bulunduğu bölgedir. A bantlarının daha koyu uçları, kalın ve ince filamentlerin üst üste geldiği bölgelerdir. I bantları sadece ince filamentlerin bulunduğu bölgelere karşılık gelir. Z bandı, ince filamentlerin orta noktalarından bağlandıkları bir yapıdır.

koyu A bandı tam olarak bir kalın filament bölgesi uzunluğundadır; kalın ve ince filamentlerin üst üste geldikleri uç bölgeleri daha koyu, sadece kalın filamentlerin bulunduğu orta bölgesi ya da H zonu daha açıktır (Şekil 37.16). Her I bandı, sadece ince filamentlerin bulunduğu bir bölgeye karşılık gelir. Z çizgisi, ince filamentlerin, tam ortalarından tutundukları bir yapıdır ve kasılma sırasında ince fila-

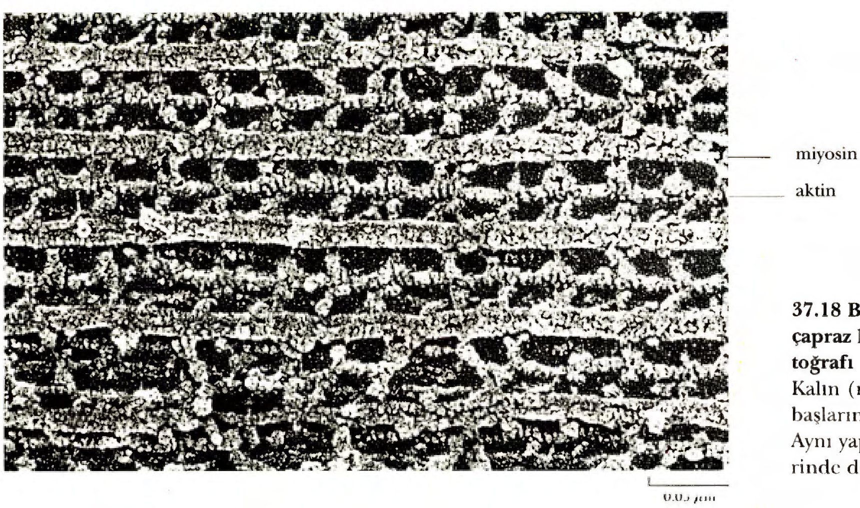
mentler çekme gücünü bu yapıya uygularlar. Bu bantın bir işlevi de filamentleri düzgün sırada tutmaktır. Aktin filamentlerini Z bandına tutturan protein α–aktinin adını alır. Desmin olarak bilinen bir diğer protein de aktini düzgün konumda tutar.

Her iki Huxley de, yaptıkları gözlemler sonucu ve birbirlerinden bağımsız olarak yeni bir kas kasılması teorisi önerdiler. Buna göre, filamentler katlanmak yerine, birbirleri üzerinde kayarak iç içe giriyorlardı. Eğer filamentler birlikte kayarlarsa, kalın ve ince filamentlerin üst üste bindiği bölge, bir A bandının iki ucundaki I bantlarındaki ince filamentler birbirine değinceye ve hafifce üst üste bininceye kadar, genişleyecektir. Bu kayma, H zonunun genişliğini azaltacak ve eğer ince filamentler birbirine değerse bu zon tamamen yok olacaktır. (Şekil 37.17). Birlikte kayma, aynı zamanda Z çizgilerini de birbirine yaklaştıracak ve I bantlarının genişliğini büyük ölçüde azaltacaktır. Fakat A bantlarının genişliği çok az değişecektir; zira bu bantlar kalın filamentlerin boyuna karşılık gelir ve bu da değişmez (belki aşırı kasılma durumunda Z çizgileriyle temas etme sonucunda biraz büzülme dışında). Böylece, kayma teorisi sarkomerlerde gözlenen değişiklikleri açıklamaktadır. Fakat kaymanın nasıl meydana geldiği keşfedilmeyi beklemektedir.

Kalın filamentler miyozinden, ince filamentler de esas olarak aktinden oluşurlar. Kalın miyozin filamentleriyle ince aktin filamentleri arasında bir çeşit bağlantı bulunmalıdır ve elektron mikroskop fotoğrafları, bunların arasında küçük çapraz köprülerin varlığını gösterir (Şekil 37.18). Bulgular, bunların kalın filamentlerin kısımları

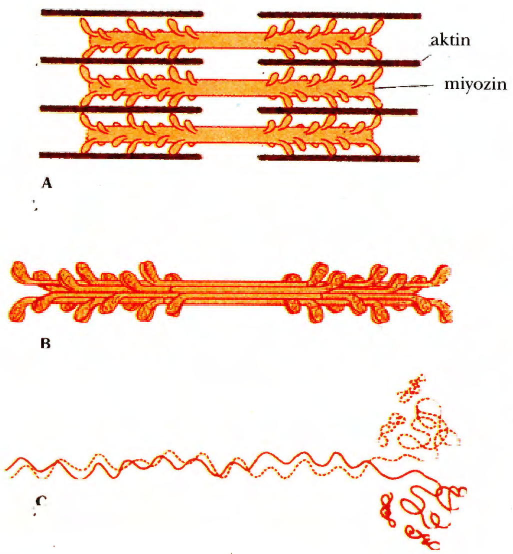


37.17 Bir sarkomerde, gevşemiş ve kasılmış durumlarda aktin (daha açık renkli) ve miyozin (daha koyu renkli) filamentlerinin dizilişi



37.18 Böcek uçma kasının, filamentler arasındaki çapraz köprüleri gösteren elektron mikroskop fotoğrafı

Kalın (miyozin) ve ince (aktin) filamentler, miyozin başlarından oluşan çapraz köprülerle bağlanırlar. Aynı yapısal düzen, iskelet kaslarının miyofibrillerinde de görülür.



37.19 Miyozin filamentlerinin moleküler yapısı
(A) Her miyozin filamenti, komşu ince filamentlere çok sayıdaki çapraz köprülerle bağlanır. (B) Miyozin filamenti, bir demet uzun molekülden oluşur. Bu moleküllerin her birinde iki adet sopa şeklinde baş bulunur ve bu başlar çapraz köprü olarak işlev yaparlar. Her kalın filamentte yaklaşık 500 baş bulunur. (C) Bir miyozin molekülünün kuyruğu, birbirine dolanmış iki polipeptit zincirinden oluşur. Başlardan her biri ise kuyruk zincirlerinden birinin serbest ucunun kıvrılması ve iki daha küçük polipeptidin eklenmesiyle meydana gelir.

olduğunu kanıtlar (Şekil 37.19 A). Tek bir kalın filament, miyozin moleküllerinden oluşan bir demet gibidir. Bu moleküllerden her biri ise uzun bir kuyruk kısmı ve bir çift globular baştan oluşur (Şekil 37.19 B, C). Bir miyozin molekülü proteolitik enzimlerle kısımlarına ayrılırsa aktine bağlanan ve ATP'yi hidroliz edenin baş bölgeleri olduğu görülür- bu da bunların çapraz köprüler olduğuna ilişkin güçlü bir belirtidir.

Huxley'in kayan filament teorisine göre, çapraz köprüler, miyozin filamentlerinin aktin filamentlerini çekmesine olanak sağlayan kancalar ya da kaldıraçlar gibi çalışırlar (Şekil 37.20). Çapraz köprüler aktine doğru bükülürler ve özelleşmiş reseptör bölgelerinde ona bağlanırlar. Daha sonra diğer yönde bükülürler ve bu sırada aktini de çekerler. Bundan sonra aktini bırakırlar, ilk büküldükleri yöne yeniden bükülürler, yeni bir aktif bölgede aktine bağlanırlar ve onu tekrar çekerler. Başka bir ifadeyle, filamentlerin bir kayma hareketi tek yönlü bir çark mekanizmasıyla gerçekleştirilir. Gerekli enerji, ATP'nin miyozin tarafından hidroliz edilmesiyle sağlanır.

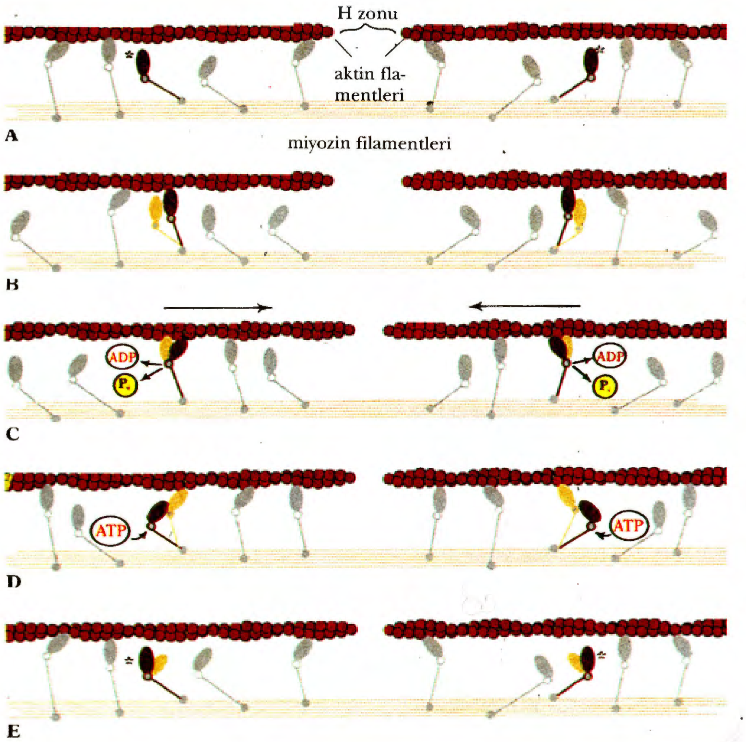
Her ne kadar düz kas hücrelerinde, çizgili kas hücrelerindeki filament düzeni yoksa da, bulgular bu hücrelerin de esas olarak aynı mekanizmayla kasıldıklarını göstermektedir.

KASILMANIN ELEKTROKİMYASAL KONTROLÜ

Şimdi artık ATP'nin kaslarda miyozin filamentlerinin çark hareketine nasıl yakıt oluşturduğunu gördüğümüze göre, kasların bu yakıtı ne zaman "yakacaklarını" nasıl bildiklerini ve nasıl olup da sürekli olarak kasılı kalmadıklarını merak edebilirsiniz. Sinir ve endokrin sistemlerinde görmüş olduğumuz gibi, kimyasal kontrol çeşitli düzeylerde yapılabilir. Kaslarda kritik adım, miyozin başlarının aktin filamentlerine bağlanmasıdır. Öyleyse nasıl oluyor da bir sinir uyarısı bir sinir–kas kavşağında (bağlantı bölgesinde) miyozin başlarının kasılmayla sonuçlanan moleküler bağlanmayı başlatıyor ve kontrol ediyor?

Dinlenme durumundaki bir nöronun zarı gibi, dinlenme durumundaki bir kas telinin zarı da polarizedir; dış yüzey iç yüzeye göre artı yüklüdür. Sinir-kas kavşağında bir sinir aksonundan salınan uyarıcı transmitter madde (bakınız Şekil 35.30, s. 1017) kas zarında bir anlık depolarizasyona yol açar. Eğer depolarizasyon eşik değer düzeyine ulaşırsa, aynen sinir hücrelerinde görülen voltaj–kapılı Na+ ve K+ kanallarının kombinasyonuyla bir impuls ya da aksiyon potansiyeli oluşur ve telin yüzeyi boyunca iletilir. Aksiyon potansiyeli kasılma işlemini dolaylı olarak, Ca^{++} iyonları aracılığıyla aktive eder.

Kaslarda kasılmanın iyonik kontrolüyle ilgili ilk ipucu, 1949'da Pennsylvania Üniversitesi'nden L. V. Heilbrunn ve Floyd J. Wiercinski kas tellerine çok çeşitli maddeler enjekte edip bunlardan sadece bir kalsiyum tuzunun kasılmaya yolaçtığını buldukları zaman elde edildi. Dolayısıyla, kalsiyum iyonlarının (Ca^{++}) –ki normalde bir kısmı uyarılan kas fibrelerinin içine akar–çapraz köprüleri aktive ettiğini söylemek mantıksız olmaz. Buna karşın, bu fikir ilk defa ileri sürüldüğünde buna karşı iki büyük itiraz geldi. Bunlardan birincisi omurgalı kasının kasılmasının çok sayıdaki miyofibrilin aynı anda kısalmasını gerektirdiği; fakat telin ortasındaki miyofibrillerin yüzeyden uzak oldukları ve dolayısıyla dışarıdan gelen Ca^{++} iyonlarının, te-

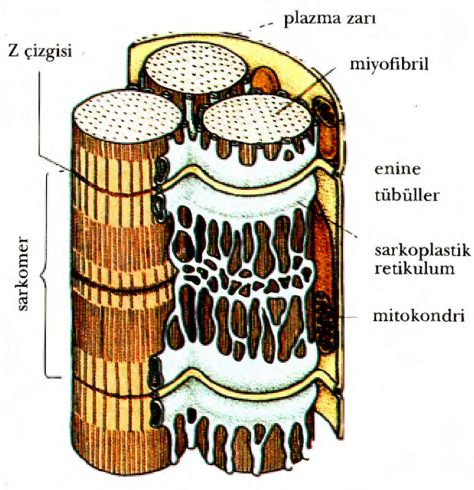


37.20 Kasılma sırasında çapraz köprülerin hareketi Bir kalın filamentteki 500 kadar miyozin başının her biri bağımsız hareket eder. Bu çizim, bir sarkomerdeki H zonunun her iki tarafındaki iki başın (yıldızla işaretli) bir hareket döngüsü içindeki davranışlarını gösteriyor. (A) Her iki tarafta, ATP tarafından aktive edilmiş bir baş, aktin filamentindeki küresel alt birimlerden birine bağlanmak için hazırdır. (B) Bağlanma oluyor. (C) Harcanan ATP, ADP ve fosfat halinde serbestleşiyor ve bu serbestleşme bir allosterik değişikliği başlatıyor. Bu değişiklik ise miyozin çapraz köprülerinin bükülmesini ve aktin filamentlerini H zonuna doğru çekmesini sağlıyor-sağ tarafta sola doğru, sol tarafta sağa doğru. (D) Bükülmenin sonucunda miyozin başları aktine karşı affinitelerini kaybediyorlar ve serbest kalıyorlar. Aynı anda da yeni bir ATP bağlıyorlar. (E) ATP, başları aktive ederek, bunların doğrulup yeni bir darbeye hazır hale gelmelerini sağlayan allosterik değişiklik yaratıyor. Aktive olmuş durum yıldızlarla belirtilmiştir. Araştırmalar, kasılma sırasında her miyozin başının böyle 5-10 döngüden geçtiğini göstermiştir.

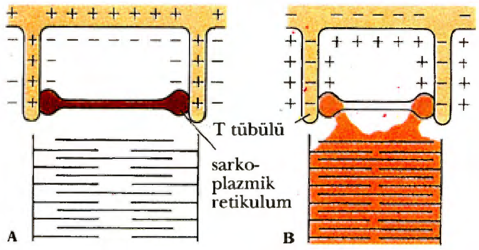
lin uyarılmasıyla kasılması arasındaki o kısa süre içinde yeteri kadar hızlı difüze olamayacaklarıydı. İkinci olarak da hücreye, hızlı ve çok sayıda sinir uyarıları sonucunda meydana gelen sürekli kasılmalardan sorumlu olabilecek kadar çok Ca^{++} girmediğini gösteren deliller vardı.

1955'de kas tellerinde yoğun bir tübül ağının bulunduğu yeniden keşfedilince, uyarımın kasılmaya bağlanması problemine de çözüm yolu açıldı. 'Yeniden keşfedilme' diyoruz; çünkü tübüller Birinci Dünya Savaşından önce histologlar tarafından biliniyordu; fakat Rockefeller Enstitüsünde çalışan Stanley Bennett ve Keith R. Porter, o zamanlar yeni bir teknik olan elektron mikroskopla bunları yeniden tespit edinceye kadar unutulmuşlardı. Kısa sürede, tübüllerin iki ayrı; fakat işlevsel olarak ilişkili sistem içerdiği bulundu: dışarıya açılmayan ***sarkoplazmik retikulum*** ve teli sarmalayan plazma zarının bir kısmı olan ***T sistemi*** ya da transvers tübül sistemi.

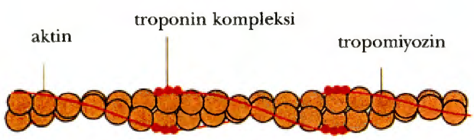
Sarkoplazmik retikulum, tüm hücrelerde bulunan endoplazmik retikulumun kas hücresindeki büyük ölçüde özelleşmiş bir tipidir. Zardan oluşan kanalları, miyofibrilde sarkomerin çevresini saran bir ağ oluştururlar (Şekil 37.21). Bir sarkomerin uzak ucundaki sarkoplazmik retikulum ile bundan sonra gelen sarkomerin yakın ucundaki birbirlerine çok yakın yer alırlar; fakat bunların arasında, Z çizgisi hizasında, T sisteminin bir tübülü (memelilerde iki tübül) uzanır. Her ne kadar sarkoplazmik retikulum ve T tübülleri doğrudan temastaysalar da, bunların lümenleri (iç boşlukları) arasında bağlantı yoktur ve böylece bunların içerikleri karışmaz.



37.21 Sarkomer ve sarkoplazmik retikulum Tipik bir amfibi iskelet kasındaki sarkomerler gösterilmiştir. Memeli iskelet kası sarkomerleri, her Z çizgisinde bir tübül yerine, Z çizgisinin her iki tarafında birer transvers tübül (ve buna bağlı sarkoplazmik retikulum) bulunmasıyla farklılık gösterir.



37.22 Kas kasılmasının uyarılmasında kalsiyumun rolü
(A) Dinlenme (gevşemiş) durumundaki bir sarkomer. Ca++ iyonları (renkli), sarkoplazmik retikulum içinde yüksek derişimde depo edilmiştir. (B) T tubullerinin zarındaki polarizasyon, bir aksiyon potansiyeli (impuls) sırasında bir an için tersine döner ve bu, Ca^{++} iyonlarının salınmasını başlatır ve bunlar da sarkomer içinde dağılarak kasılmayı uyarırlar.



37.23 Bir ince filamentin moleküler yapısı
Aktinin globüler alt birimleri heliks biçiminde kıvrılmış iki sıra oluştururlar. Düzenleyici protein kompleksi troponinin molekülleri (yine globüler) aktin sıraları boyunca düzenli aralıklarla yerleşmişlerdir. Diğer düzenleyici protein tropomiyozininin uzun ince molekülleri, bu sıralar boyunca uzanır.

Kas hücresinin yüzeyinde bir aksiyon potansiyeli iletildiği zaman, bu, T tübüllerinin zarları yoluyla telin içine de girer. Aksiyon potansiyeli, difüze olan iyonlardan çok daha hızlı hareket eder. Bu hızlı hareket sayesinde kasılma için verilen uyarı tüm miyofibrillere hemen hemen aynı anda ulaşır ve böylece yüzeye yakın miyofibrillerle telin merkezindekiler birlikte kasılabilirler.

T tübülleriyle sarkoplazmik retikulum arasındaki bu yakın bağlantı, T tübulün zarı boyunca ilerlemekte olan aksiyon potansiyellerinin retikulumu tetiklemesini sağlar. Retikulum büyük miktarlarda Ca^{++} iyonu içerir ve bunlar da, Heilbrunn ve Wiercinski'nin buldukları gibi, miyofibrillerin kasılmasını sağlarlar. Aksiyon potansiyeli, retiküler zarların Ca^{++} geçirgenliğinde ani ve belirgin bir artışa yol açarak büyük miktarda iyonun retikulumu terketmesini sağlar (Şekil 37.22). Kasılmayı doğrudan uyaran, bu aniden serbestleşen hücre içi Ca^{++}'dur.

Şimdi, soru şudur: Kalsiyum, kas tellerinin kasılmasını nasıl tetikler? Cevap vermek için, ince filamentlerin yapısına daha yakından bakmak zorundayız. Daha önce gördüğümüz gibi, ince filamentin esas proteini aktindir. Buna ek olarak, bu filamentler önemli düzenleyici proteinler olan tropomiyozin ve troponin kompleksi içerirler.

Aktin molekülünün alt birimleri globülerdir ve birbirine heliks biçiminde dolanmış iki sıra oluştururlar. Bu sıralar boyunca da ilk düzenleyici protein olan ***tropomiyozin***in ince uzun molekülleri uzanır (Şekil 37.23). Dinlenme durumundaki kasta, tropomiyozin, kalın filamentteki çapraz köprülerin aktine bağlanmasını önler-büyük bir olasılıkla bunun üzerindeki miyozinin bağlanma bölgelerini örterek. Diğer düzenleyici proteinler olan ***troponin kompleks***inin molekülleri de globüler olup, her yedinci aktin biriminin yakınında, üçlü birimler halinde yer alırlar. Her kompleksin üç bağlama bölgesi vardır: biri aktin, biri tropomiyozin ve biri de Ca^{++} iyonları için.

Ca^{++} iyonları sarkoplazmik retikulumdan salınınca, troponin kompleksinin kalsiyum bağlayıcı bölgelerine bağlanırlar ve troponin bu bağlanmaya yapısal bir değişiklikle tepki gösterir. Bu değişiklik, tropomiyozinin pozisyonunda bir kaymaya yol açar ve bunun sonucunda da tropomiyozin aktini inhibe etmeyi durdurur. Böylece aktin, miyozinin çapraz köprülerinin bağlanması için serbest hale gelir ve kasılma işlemi başlatılır.

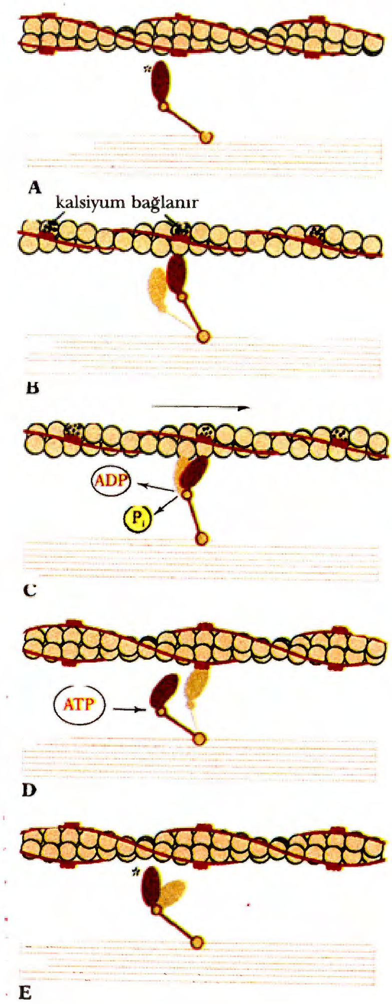
Şimdi artık, çapraz köprü hareketini ve bunun uyarılmasını içeren geçerli modeli anlamak için tüm elemanlara sahibiz. Dinlenme durumundaki bir kasta, çapraz köprüler-kalın filamentlerin globüler miyozin başları- ATP tarafından aktive edilmiş (dik) durumdadırlar; fakat ince aktin filamentlerine bağlanamazlar; çünkü tropomiyozin aktin moleküllerinin üzerindeki bağlanma bölgelerini inhibe etmektedir (Şekil 37.24 A). Bir motor sinirden gelen uyarım bir aksiyon potansiyeli oluşturup bu da T tübüller boyunca iletilip kas tellerinin iç kısmına ulaşınca, sarkoplazmik retikulum Ca^{++} iyonları salar. Bu iyonların bir kısmı troponin kompleksine bağlanır ve bunun bir yapı değişikliği geçirmesine yol açar. Böylece tropomiyozin bulunduğu yerden ayrılır ve aktin üzerindeki miyozin bağlanma bölgeleri, çapraz köprülerin bağlanması için açığa çıkar (Şekil 37.24 B). Miyozinin bağlanması çapraz köprülerin bükülmesine yol açar ve böylece, filamentlerin birbiri üzerinde kaymasını sağlayan darbe gücü başlatılır

(Şekil 37.24 C). Aktinle bağlantısı koptuktan sonra bir miyozin çapraz köprüsüne yeni bir ATP molekülü bağlanınca, baş, yeniden ilk dik durumuna getirilir (Şekil 37.24 D-E).

Sinirin kası uyarmaya devam ettiği süre içinde, serbest Ca^{++} iyonları (ve ATP) mevcut olduğu sürece çapraz köprü bağlanması, darbe gücü ve eski haline geri dönme döngüsü, kas kasılmayı sürdürdükçe, tekrar tekrar meydana gelir. Fakat eğer sinirsel uyarım durursa kas gevşer; çünkü sarkoplazmik retikulumun zarında bulunan kalsiyum pompası, Ca^{++}'u hızla retikuluma geri alır ve troponin-tropomiyozin sistemi aktin üzerindeki miyozinin bağlanma bölgelerini yeniden inhibe eder. Yeniden Ca^{++} salınması olup, yeni bir kasılmayı başlatacak aşamalar gerçekleşmeden, kas telinde artık ATP "yakılmaz". Sonuçta, kasılmayı sürdürmek için bir bedel ödemeye gerek kalmaz- rigor mortis adı verilen olay bu noktayı iyi açıklar: Ölümden sonra sinir uyarımı durunca kaslar önce gevşerler; fakat birkaç saat sonra, sarkoplazmik retikulum parçalanıp kalsiyumu serbest bırakınca tekrar kasılırlar ve vücudun katılaşmasına yol açarlar.

Bu tanım sadece omurgalı iskelet kası için geçerlidir. Birçok yönden benzerlik göstermesine karşın düz kas, bazı ilginç farklılıklar sergiler. İskelet kasında, ATP, miyozin başlarını aktive eder ve Ca^{++} iyonları, aktin filamentlerinin troponin kompleksine bağlanarak hareketi başlatırlar. Düz kasta, ATP işe karışmadan önce, Ca^{++} iyonları miyozini iki aracı enzim yoluyla aktive ederler. Bu, düz kasın neden böyle yavaş hareket ettiğini açıklamada yardımcı olur. Aynı zamanda, düz kasların hormonlar tarafından aktive edilme kapasitesinden de sorumludur. Bölüm 33'de omurgalı hormonlarını incelerken gördük ki, hormonlar sıklıkla Ca^{++} iyonlarına özgü zar kanallarını açarak etki ederler. Bu iyonlar da, ikinci haberci rolüne uygun olarak, sitozolde bir enzim kompleksine, örneğin kalmodülin, bağlanıp onu aktive ederler. Düz kasta meydana gelen olay tam olarak budur. Burada kalmodülin, troponinin iskelet kasındaki rolünü üstlenir. Gerçekten de, troponin kompleksinin üç alt biriminden biri modifiye olmuş bir kalmodülin molekülüdür.

Endokrin sistemle omurgalı düz kasları arasında bir ilişki daha vardır: siklik AMP miyozinin aktivasyonunda ikinci haberci rolü oy-



37.24 Kas kasılmasının uyarılma modeli
(A) Dinlenme durumundaki kasta, ATP tarafından aktive edilmiş olan miyozin çapraz köprüleri (yıldızla işaretli), ince filamentteki aktine bağlanamaz; çünkü bağlanma bölgeleri tropomiyozin tarafından örtülmüştür. (B) Ca^{++} iyonlarının troponin kompleksine bağlanması, troponinin bulunduğu yeri hafifçe terketmesine yol açan bir yapı değişikliğine neden olur. Aktinin aktif bölgeleri artık açılmıştır ve çapraz köprüler aktine bağlanır. (C) Her miyozin çapraz köprüsünün aktine bağlanması ve bununla eş zamanlı olarak ADP ve fosfatın serbestleşmesi, çapraz köprüde bir yapısal değişikliğe yol açar ve köprü bükülür. Bu bükülme -darbe gücü- filamentleri birbiri üzerinde kaymaya zorlar. (D) Daha sonra miyozin başı aktinden ayrılır ve bunun ATP bağlayıcı bölgesi bir kere daha serbest duruma gelir. (E) ATP miyozin başına bağlanır ve baş yeni bir darbeye hazırlık olarak dik duruma geçer.

nar. Düz kasın yararlı; ancak oransal olarak daha yavaş kasılma sisteminden iskelet kasının yüksek düzeyde organize olmuş hızlı kasımasına geçişteki kritik evrimsel aşamalar şunlar olmalıdır: (1) Kasılma birimlerini ayrı sarkomerlere bölen Z çizgilerinin ortaya çıkması, (2) kalmodülinin küçük bir modifikasyonla troponinin üç alt biriminden biri haline gelmesi ve (3) endoplazmik retikulumun, miyofibrillere Ca^{++} taşınması için özelleşmiş bir sarkoplazmik retikuluma evrimleşmesi.

ÇALIŞMA SORULARI

1. Dilde, kasların hidrostatik kullanımları için uygun bir tasarım çizin. Dilin kendi üzerinde geriye kıvrılabildiğini (hem üstten hem alttan) ve enlemesine kıvrılabildiğini akılda tutun. (S. 1067-68)
2. Bir insanın omuz eklemiyle tipik bir dört ayaklı hayvanınkini kıyaslayın. Sadece tek bir düzlemde hareket edebilen bir bacağa sahip olmanın bedelleri ve avantajları neler olabilir? (S. 1072)
3. Sizce neden balık kemikleri aynı büyüklükte küçük bir memelininkilere göre incedir?
4. Ölüm zamanını tahmin ederken pataloglar genellikle rigorun başlangıcını ya da sona ermesini kullanırlar. Bunlar ise vücudun bir kısmından diğerine fark eder ve dış koşullardan etkilenir. Rigorun en olası anatomik düzeni nedir ve zamanlamayı hangi dış koşullar ve hangi yolla etikler? (S. 1083)

BÖLÜM İLE İLGİLİ KAVRAMLAR

- Hidrostatik iskeletler
  - Antagonistik çiftleri de dahil olmak üzere işleyişi
  - Bedelleri ve yararları
- Dış iskeletler
- İç iskeletler
  - Antagonistik çiftleri de dahil olmak üzere işleyişi
  - Bedelleri ve yararları
  - Kemiğin işlevsel anatomisi
- Kaslar
  - Kaba anatomisi
  - Tipleri ve bunların kullanımları ve avantajları
  - Kas tellerinin işlevsel anatomisi
  - Kasılmanın moleküler temeli
  - Kasılmanın başlatılması

ÖNERİLEN KAYNAKLAR

COHEN, C., 1975. The protein switch of muscle contraction, *Scientific American* 233 (5). (Offprint 1329) *A detailed account of the way calcium, troponin, and tropomyosin interact to control muscle contraction.*

HUXLEY, H. E., 1958. The contraction of muscle, *Scientific American* 199 (5). (Offprint 19) *A description by Huxley of his sliding-filament model, written shortly after he developed it.*

HUXLEY, H. E., 1965. The mechanism of muscular contraction, *Scientific American* 213 (6). (Offprint 1026)

MURRAY, J. M., and A. WEBER, 1974. The cooperative action of muscle proteins, *Scientific American* 230 (2). (Offprint 1290) *The structure and mode of action of the four major proteins that make up the microfilaments of muscle.*

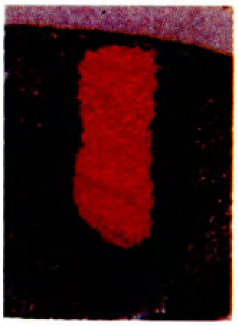
RASMUSSEN, H., 1989. The cycling of calcium as an intracellular messenger, *Scientific American* 261 (4). *On the role of Ca^{++} in muscle contraction.*

SMITH, D. S., 1965. The flight muscles of insects, *Scientific American* 212 (6). (Offprint 1014) *The special arrangements of muscles enabling insect wings to beat hundreds of times per second.*

SMITH, K. K., and W. M. KIER, 1989. Trunks, tongues, and tentacles, *American Scientist* 77 (1). *On hydrostatic movement in vertebrates and cephalopods.*

Bölüm 38

HAYVANLARDA DAVRANIŞ



çüncü bölümde, hayvan davranışlarındaki çeşitliliğin, doğal seçilimi sayesinde, herbir türün kendi yaşam tarzına uygun şekilde nasıl evrimleştiğini gördük. Ayrıca son altı bölümde organizmalar üzerinden bilgi akışını izledik. Artık dış ortamdan alınan sinyallerin "işlendiğini" ve uygun yanıtların oluşturulması için aracı moleküllere aktarıldığını biliyoruz. Bu bölümde; hayvanlarda görülen çeşitli davranışların hangi *mekanizmalarla* yani, duyu organlarının, endokrin sistemin, efektör organların, nöral yolların ve sinyal işleme ağlarının gelişimi ile nasıl ince bir ahenk ve paralellik içinde ortaya çıktığını inceleyeceğiz. Hayvanlarda davranışın evrimini ve mekanizmalarını inceleyen bilim dalı, **davranış bilimi** adını alır.

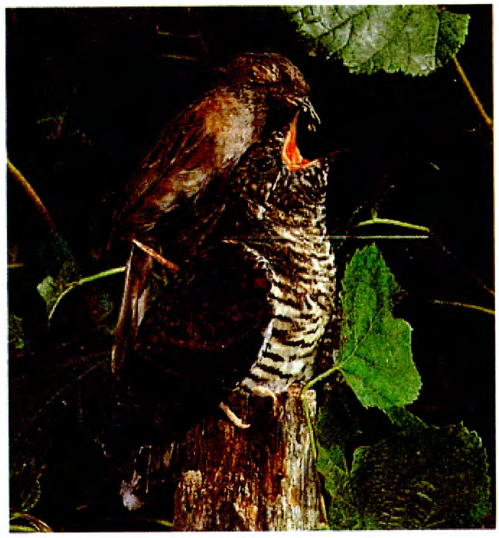
Davranış gibi soyut bir kavramın dölden döle kalıtılabildiği düşüncesi her dönemde tartışma konusu olmuştur. Ancak onsekizinci ve ondokuzuncu yüzyıllarda doğa bilimciler bu konuda yaptıkları binlerce gözleme ilişkin bibliyografik verileri ortaya koymuş ve Darwin, döller arasında kalıtıldığı çok belirgin olan pek çok uyumsal davranış örneğine dikkat çekmiştir. Darwin için en ikna edici örnek başka türden kuşların yuvalarına, kendi yumurtalarından birer tane bırakan Avrupa guguk kuşu kuşunun hayat hikayesi olmuştur (Şekil 38.1). Birkaç alternatif yabancı yuvadan birine bırakılan guguk kuşu



38.1 Guguk kuşu tarafından yumurtanın değiştirilmesi
Bir guguk kuşu, çit ardıcının yuvasına kendi yumurtasını bırakmadan önce ardıcın yumurtalarından birini alır. Ardıç kuşu, yumurta sayısında değişiklik olmadıkça, yumurtalar arasındaki büyüklük farkını ayırt edemez. Ardıç kuşu, yuvasında fazladan bir yumurta bulacak olursa, hem kendi yumurtalarını hem de guguk kuşununkini bırakarak yuvayı terk edebilir.



A



B

38.2 Yavru guguk kuşu tarafından yumurtanın yuvadan atılışı
(A) Yumurtadan çıkan guguk kuşu yavrusu, yuva sahibi kuşların yumurtalarını yuvadan dışarıya atar. Böylece yavru, kendisini besleyen ev sahibi ebeveynin getirdiği yiyeceği kimseyle paylaşmak zorunda kalmaz. (B) Durumun farkında olmayan ev sahibi kuşlar, kendilerinin birkaç katı büyüklüğe ulaştıktan sonra bile guguk kuşunu beslemeye devam eder.

yumurtasından yavru çıkar çıkmaz, daha gözleri bile açılmadan yuvaya ait asıl yumurtaları ve yavruları dışarı atar (Şekil 38.2A). Yuvanın sahibi olan ebeveyn kuşlar, bu kuşun kendi yavruları olmadığını anlayamaz, yavru guguk kuşu tüylenene kadar, hatta kendilerinin birkaç katı büyüklüğe erişene kadar onu beslemeye ve ona bakmaya devam ederler (Şekil 38.2B). Erginleşen guguk kuşu, o zamana kadar kendi türünden bir erkeği ya da dişiyi büyük olasılıkla hiç görmemiş ve sesini duymamış olduğu halde, ilkbaharda tamamen kendi türünden bir eş bulabilir, ona kur yapabilir ve onunla çiftleşebilir.

Darwin, guguk kuşunun, öğrenmek için hiç fırsatı olmadığı halde nasıl olup da yapması gereken herşeyi kusursuzca ve tam zamanında yapabildiğini merak etti. Örneğin yumurtasını birkaç yabancı türden birinin yuvasına bırakacak olan dişi guguk kuşu, bu yuvanın yerini bulabilmek için, bu türün dış görünüşünü öğrenmelidir. Peki birşeyi öğrenmesi gerektiğinde, kuş nasıl olup da sadece hatırlaması gereken bilgiyi öğrenmeye odaklanmakta ve etrafında kendi işine yaramayacak olan yığınla veriyi gözardı etmeyi "bilebilmektedir" ? Yavru guguk kuşu kendisine gerekli temel "talimatları" kalıtım yoluyla - yani gelişimi esnasında sinir sisteminin oluşumunu yönlendiren genleriyle- almış olmalıdır. Öğrenme ve davranışı yönlendiren bu kalıtsal talimatlar genelde içgüdü olarak bilinir; guguk kuşu örneğinde gördüğümüz ve büyük ölçüde kalıtılmış mekanizmalara dayanan davranış tipi de doğuştan gelen davranış ya da içgüdüsel davranış olarak tanımlanır.

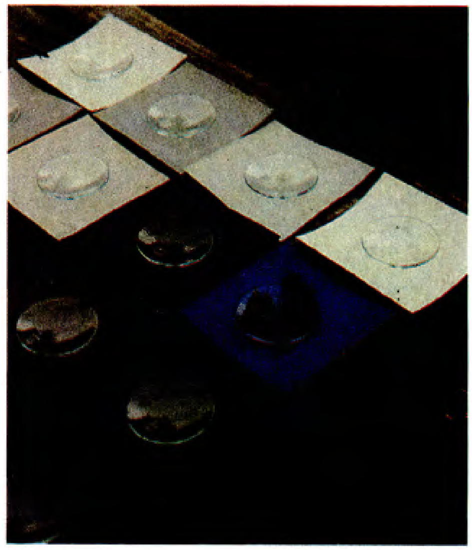
İleride görüleceği gibi herhangi bir davranışı tamamiyle içgüdüsel ya da tamamiyle öğrenilmiş olarak sınıflamak mümkün değildir: öğrenmeye dayalı davranışların çoğunluğu esneklik gösterir, buna karşılık belirli çevre koşullarına uyum için evrimleşen en katı otomatik davranış bile doğuştan varolan bir takım mekanizmalar tarafından yönlendirilir. O halde ***içgüdü***; davranışları düzenleyen ve yönlendiren, kalıtılmış, genetik olarak özgünleşmiş nöral bir olgu şeklinde tanımlanabilir. Bu yolla ortaya çıkan davranış ise en azından kısmen içgüdüseldir.

DAVRANIŞIN TEMEL ÖĞELERİ

DUYUM YETENEKLERİ

Avusturya'lı ünlü zoolog Karl von Frisch'in 1915'lerde, balarılarının insanlardan çok daha geniş bir duyumsal deneyim sahibi olduğunu keşfetmesi, davranışla ilişkili araştırmalarda en önemli dönüm noktası oldu. Von Frisch çiçeklerin niçin renkli olduğunu merak ediyordu. Böceklerin renkleri görebildiği ve renkli çiçeklerin tozlaştırıcı böceklere çekici göründüğü düşüncesi yüzyılın başlarına kadar pek itibar görmedi. Yine de von Frisch, bu düşünceyi sınamaya karar verdi. Bilinen fizyolojik ya da biyokimyasal yöntemleri bir kenara bırakıp yeni bir gelenek başlattı ve deneylerinde kendi yarattığı davranış testlerini kullandı. Önce balarılarını, mavi bir kartın üzerine yerleştirdiği cam kaptan şekerli su yani besin toplamaya alıştırdı. Sonra kartı ve şekerli su kabını kaldırıp, yerine çeşitli tonlardaki gri kartları dizdi. Bu kartların arasına bir tane de mavi kart ekledi ve herbirinin üzerine boş cam kaplar yerleştirdi (Şekil 38.3). Görme yetenekleri gerçekten siyah ve beyazla sınırlı ise, arıların, gri tonlarından en az biri ile mavi rengi karıştıracaklarını düşünüyordu. Halbuki arılar, tanımayı öğrendikleri kartın rengini ayırdetmekte hiç güçlük çekmediler.

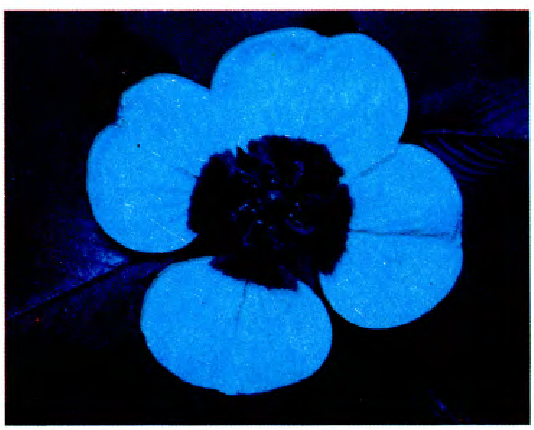
Sonraki çalışmalar, arıların, -kırmızı renk körü oldukları için- kırmızı ile koyu griyi ayırt edemediğini; fakat ultraviyole (UV) renk spektrumunu gayet iyi ayırt edecek şekilde geniş bir görüş alanına sahip olduğunu ortaya koydu. Bu bulgudan hareketle dünyayı UV filtreleri ile incelemeye ve arıların neleri görebildiğini anlamaya çalışan von Frisch, arılar aracılığıyla tozlaşan çiçeklerin ortalarının, UV filtresiyle koyu renkli göründüğünü ve belirgin şekilde bir boğa-gözü biçiminde olduğunu keşfetti (Şekil 38.4). Daha sonraları, öğrencileriyle birlikte arıların diğer bazı sıradışı yeteneklere de sahip olduğunu buldu. Bu bulgulara göre arılar; ışığın polarizasyon yönünü görüyor, insanların duyamadığı sesleri ayırdedebiliyor, karbon dioksiti, nemi ve insan burnu için çok zayıf olan kokuları duyabiliyor, yeryüzünün manyetik alanını hissedebiliyordu. Von Frisch ve onu izleyen araştır-



38.3 Bir renk görme testi
Mavi bir kart üzerindeki şekerli su kabından beslenmeye alıştırılan arılara, çeşitli renklerde dizilmiş kartlar üzerine yerleştirilen boş kaplar sunulur. Arılar, sadece daha önceden alıştırıldıkları şekilde, yiyecek bulmayı umdukları mavi kartın üzerindeki kaba yönelerek renkleri ayırt edebildiklerini gösterirler.



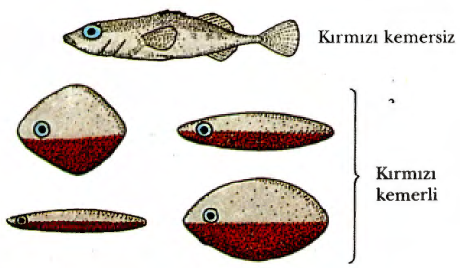
A



B

38.4 Çiçeklerin görünür ışık ve UV ışığı altındaki görünümü
Primrose willow (söğüt çiçeği) bize neredeyse tamamen sarı renkli görünür (A) ; fakat UV ışığını görebilen arılar çiçeğin merkezini koyu renkte ve bir boğa-gözü şeklinde görürler (B).

macıların çalışmaları, çeşitli hayvanların duyu organlarının, onlara, özel yaşamsal gereksinmelerini karşılamaya yarayacak duyum deneyimleri kazandıracak şekilde evrimleştiğini ortaya koymuştur.



38.5 **Erkek dikencil balık modelleri**
Gerçeğe uygun olarak şekillendirilmiş ancak karnı kırmızı olmayan bir model, tuhaf şekilli; fakat kırmızı karınlı modellere kıyasla erkek dikenlibalıklar tarafından çok daha nadiren saldırıya uğrar.

ANAHTAR UYARI = İŞARET UYARISI VE BAŞLATICILAR

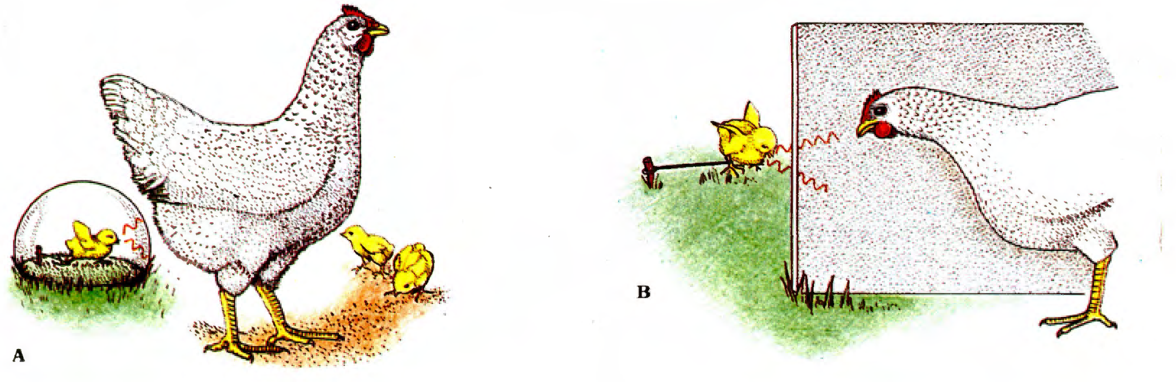
Von Frisch ve diğerlerinin keşiflerinin ardından Avusturya'lı doğa bilimci Konrad Lorenz; çeşitli hayvanların duyum yetenekleri birbirine denk olduğu ve hepsi aynı şeyi algıladığı halde, beyinlerinin bu algılananları farklı şekilde yorumlayabileceğini farketti.

Bu keşif, 1930'larda Lorenz'in bir gözlemi üzerine gerçekleşti: Lorenz, ne zaman elinde aşağı doğru sarkan siyah bir şey taşısa evcil kargalarının saldırısına uğruyordu. Kendileri de siyah olan bu kuşlar, asılı vaziyette sallanan siyah nesneler gördüklerinde bunları tehlikede olan hemcinsleri sanıyorlardı. Lorenz, diğer durumlarda birbirlerini birey olarak ayırdetmekte güçlük çekmeyen kuşların, bu özel durumda görüntünün büyük kısmını gözardı ederek sadece küçük bir ayrıntısı üzerinde odaklandığını (bunun da kuşlar için yanıltıcı olabildiğini) düşündü.

Bu olayı daha ayrıntılı olarak inceleyen Lorenz ve davranış bilimci Niko Tinbergen, bir çok hayvanın belirli uyarılara ileri derecede duyarlı olduğunu buldular. Örneğin golyan balığı gibi yaygın dikenlibalıkların erkeği ve dişisi, çiftleşme bölgesine girmiş olan erkekleri vücutlarının yan yüzeyindeki kırmızı çizgiden ayırdeder. Dikenlibalıklar bu kırmızı çizgi işaretine o kadar fazla uyum sağlamıştır ki; kendilerine çiftleşebilecek erkeği bulmada yardımcı olabilecek şekil ve büyüklük gibi diğer ipuçlarıyla hiç ilgilenmezler (Şekil 38.5). Tinbergen, çiftleşme bölgesinde bulunan ve akvaryumlarının yan tarafından kırmızı renkteki İngiliz posta kamyonlarının geçtiğini gören erkek dikenlibalıkların bu kamyonlara saldırmaya çalıştıklarını bildirmiştir. Davranış terimlerinden biri olan ***anahtar uyarısı,*** kırmızı çizgi örneğindeki gibi belirli bir davranışa neden olan herhangi bir basit uyarıdır. Belirli bir davranış tepkisinin, yine belirli bir anahtar uyarısıyla ortaya çıktığı Lorenz'in şu gözlemi ile ispatlanmıştır: bir tavuk civcivini rahatça görebilse bile, onun yardım istediğini sadece civcivin tehlike belirten özel bir seslenişinden anlayabilir (Şekil 38.6).

Hayvanlar alemindeki bütün davranışlar, anahtar uyarısı ile dü-

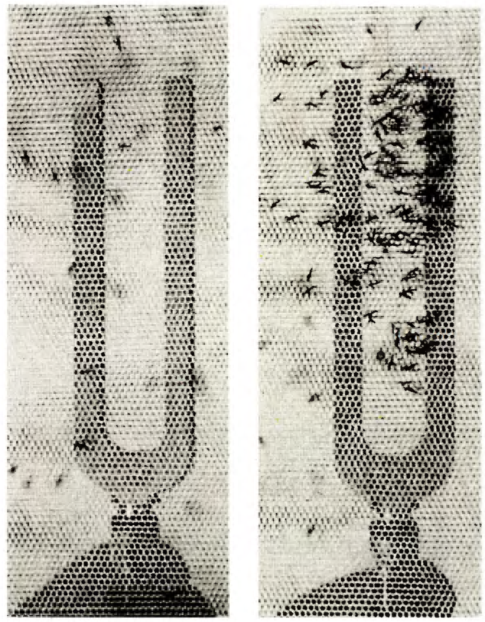
38.6 **Horozun civcivlerinden gelen görsel ve işitsel uyarılara verdiği farklı tepkiler**
(A) Horoz, eğer seslenişini duyamıyorsa, civcivin sıkıntılı davranışları açıkça görünür olsa bile ona aldırış etmez.
(B) Buna karşılık civcivin yardım isteyen sesi, horozda civcivi görmese bile kuvvetli bir tepki oluşumuna neden olur.



zenlenmektedir. Martı ve kaz gibi yuvalarını yerde yapan kuşlar, yumurtalarını içgüdüsel olarak döndürürler -bu davranış embriyoların yumurtanın kabuğuna yapışmasını engeller- ve bu işlem sırasında yuvadan uzaklaşmış olan yumurtaları özenle yuvaya geri yuvarlarlar. Ancak bu kuşlar pil, golf topu, bira şişesi gibi yuvarlak nesneleri de yumurtaları zannederek yuvalarına yuvarlarlar. Benzer şekilde erkek ardıç kuşları üreme mevsiminde kendi bölgelerindeki bütün kırmızı renkli nesnelere saldırır. Bu kuşların görünüşte uygun olmayan uyarılara yanıt oluşturması, iyi görmedikleri anlamına gelmez. Aksine, bu ve buna benzer mekanik davranış örnekleriyle yapılan deneyler, belirli uyarıların belirli bir özel davranışı tetiklediğini göstermiştir; çünkü hedef organizma bu tür uyarılar karşısında aşırı bir nöral duyarlılığa sahiptir. İşaret uyarıları, özgün davranışların ortaya çıkışını başlattığı için sıklıkla ***başlatıcı*** olarak adlandırılırlar.

Bir davranış; incelenen organizmanın duyum yeteneklerine bağlı olarak, pek çok duyum çeşidinden birine yönelik bir başlatıcıdan kaynaklanmış olabilir. Örneğin ***feromonlar*** yani özelleşmiş reseptör hücrelerinin duyarlı olduğu kokular sıklıkla başlatıcı olarak görev yaparlar. 36. Bölümde açıklandığı şekilde, denizyıldızının kokusu *Aplysia*'da kaçma tepkisine yolaçar ve bu koku bir feromondur. Sesler de başlatıcı olarak iş görebilir. Örneğin, dişi sivrisineğin hızla kanat çırpması sırasında oluşan yüksek frekanslı sesler, aynı türün erkeklerini cezbederek eşleşmeye yönlendirir (Şekil 38.7). Yarasa çığlıkları (ya da şıngırdayan anahtarlardan çıkan benzer frekanslar) bazı güvelerde kaçış tepkimelerine yolaçar. Birçok çiçekte UV ışığı altında görünen ve arıları cezbeden boğa-gözü şekli görsel bir başlatıcıdır. Türlerin başlatıcılara karşı taşıdığı duyarlılık, hayvanların çoğunda doğuştan mevcuttur ve türe özgü çeşitli davranışlar bu sayede ortaya çıkmıştır. Pek çok türün yavruları, ana-baba bakımını tetiklemek ve yönlendirmek için gerekli başlatıcılarla doğar. Örneğin, guguk kuşu yavrusunun gırtlağında doğuştan turuncu bir bölge bulunur ve yavrunun özel bir ötme tarzı vardır. Bu iki özellik ana guguk kuşunda, kendi yavrularını bulabilmek ve besleyebilmek için başlatıcı ödevi görür ve böylece yavrunun sağ kalması garanti altına alınmış olur.

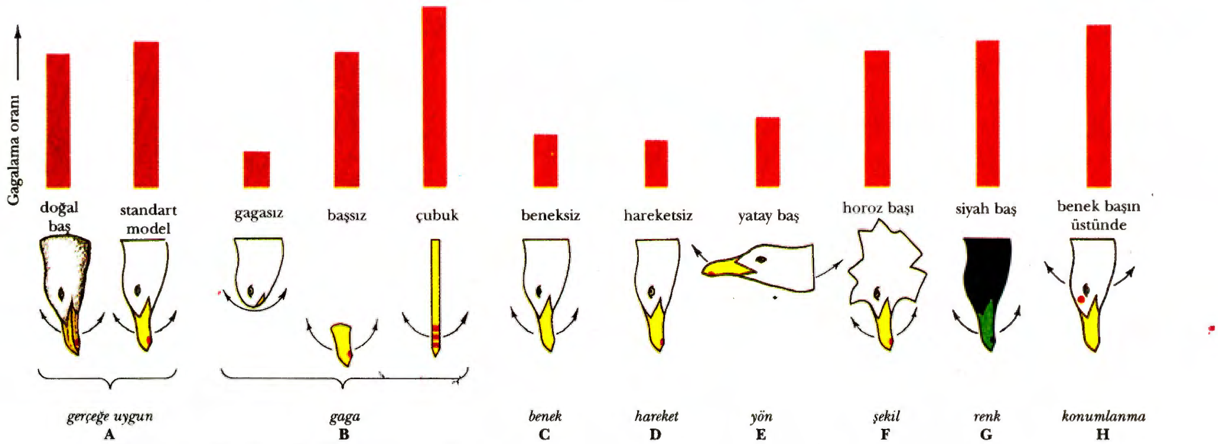
Başlatıcıların varlığı büyük bir avantajdır: bunlar hayvanlar için kritik olan belirli davranışları otomatik olarak başlatabilir böylece hayvanların deneme-yanılmaya dayalı zaman tüketen öğrenme işlemlerine gereksinmesi kalmaz. Yine de, başlatıcıların yanlış ya da uygun olmayan bir davranışı tetikleme ihtimali vardır ve bu da önemli bir dezavantajdır. İleride göreceğimiz gibi, öğrenme ve başlatıcıların biraraya gelişi, hayvanlara genellikle her ikisinin de en iyi özelliklerinden yararlanma olanağını verir.



38.7 Çınlamakta olan bir diyapazon çatalına erkek sivrisineklerin tepkisini gösteren fotoğraflar
Sol: Çatal sessizdir. Sağ: Çatalın titreşim frekansı dişi sivrisineklerin kanat çırpma sesi ile aynı sesi çıkarmakta ve bu ses erkek sivrisinekleri cezbetmektedir.

BAŞLATICININ TANINMASI

Başlatıcılar daha iyi anlaşıldıkça; 36. Bölüm'de açıklandığı şekilde bunların bir çoğunun -belki de hepsinin- belirli özelliklerin varlığına bağımlı olduğu ortaya çıkmaktadır. Çalışmalarını birbirinden bağımsız olarak sürdüren, Oxford'dan Niko Tinbergen Wisconsin Üniversitesi'nden Jack Hailman; ana ringa martısının hangi özelliğinin, yavruları yiyecek için yetişkinlerin gagasını gagalamaya yöneltiğini aydınlatacak modellerle geniş kapsamlı deneyler yaptılar. Deneyler; annelerin gagalarının alt tarafında bulunan kırmızı benek, hafifçe öne-arkaya sallandıkça yavruların içgüdüsel olarak bu noktayı gagalama tepkisi verdiğini ortaya koydu. Bununla birlikte ana martıda bu



38.8 Başlatıcılar ve ringa martısı yavrularının gagalama oranları
Bir ringa martısının başındaki hangi özelliklerin, yavrularda gagalama davranışını başlattığını saptamak amacıyla, Tinbergen ve Hailman yavrulara bir seri model sundular. Aksi belirtilenler hariç, tüm modeller düşey olarak yerleştirildi ve ok yönünde yatay biçimde ileri-geri salınmaları sağlandı. Sonuçta düz bir mukavva çubuktan ibaret olan modelin gerçek kuş başından biraz daha etkin olduğu görüldü (A), vücudun geri kalan kısmından ayrılmış olan gaga da ona yakın etkinlikteydi (B). Benek (C), sallanma hareketi (D) ve düşey gaga yönü (E) mutlak gerekli, buna karşılık baş biçimi (F) ve rengi (G) belirleyici olmayan koşullardı. Gaga üzerindeki benek yeterince belirgin (G) olduğunda gaga rengi pek önemli değildi. Beneği farklı bir yerde olan model de (H) hareket ettirildiği için benek, diğer modellerdeki beneklerle aynı etkiyi gösterdi. Bu durumda, gagalama davranışını yönlendiren iki başlatıcı: yatay olarak hareket eden düşey bir çubuk ve zemini üzerinde belirgin olarak görünen ve hareket eden bir benekti. Bu durumu belirgin olarak vurgulayan model, -üzerinde üç benek bulunan ve ileri geri salınan ince bir mukavva çubuktan (B) oluşan-aşırı uyarı yaratan model olmuştur.

içgüdüyü tam olarak neyin yönlendirdiği hakkında kesin bir veri yoktu. Başsız bir gaga modeli ya da bu beneği değişik yerlerinde taşıyan bir gaga modeli yavrularda gagalama davranışını ortaya çıkarmak için yeterliydi; buna karşılık, üzerinde benekler bulunan mukavva çubuktan yapılmış gerçek dışı bir model, normal martı başından daha etkiliydi (Şekil 38.8B ve 38.9).

Bir cevabı oluşturmada, doğal uyarıya kıyasla daha kuvvetli etki gösteren bu tip abartılı özellikler ***aşırı uyarı*** olarak bilinir.

Bu örnekte sözü edilen iki başlatıcı, -yatay olarak hareket eden bir benekle (zemin rengi ile belirgin bir zıtlık olduğu sürece beneğin rengi pek önemli değildir), yine yatay olarak hareket eden dik bir çubuk- birarada iken, civcivin merkezi sinir sisteminde her iki uyaranın başlatıcı etkilerini birbirine eklenir ve yanıt oluşturma ihtimali artar. Değişik başlatıcıların birarada etki gösterdiği durumlar doğada yaygın olarak karşımıza çıkar; tanıma sisteminin özgünlüğünü arttıran bu durum ***farklı başlatıcıların eklenmesi*** olarak adlandırılır.

Daha sonra Hailman, civcivlerin ebeveynlerini tanımalarını sağlayan iki başlatıcının civcivlerdeki iki farklı özellik saptayıcı ile ilişkili olduğuna dikkat çekti; bunlar, yatay hareketler yapan benekleri saptayan ve yatay hareket eden dik hatları saptayan özellik saptayıcılardı. Avrupa kara kurbağasının avını nasıl tanıdığını araştıran çalışmalar da aynı mekanizmanın geçerli olduğunu ortaya koydu. Sonraki birkaç on yılda Almanya'da, Kassel Üniversitesi'nden Jörg Peter Ewert, kara kurbağanın avını yakalamasını sağlayan bir dizi hareketi yani kurbağanın bu nesneye dönüp uzun ve yapışkan dilini aniden ona doğru uzatması davranışını başlatan uyarıyı tanımladı. Bu davranışın, tek ve en güçlü başlatıcısı uzun ekseni boyunca hareket eden bir çubuktur -çubuk modeli, kurbağanın besin olarak tercih ettiği solucan ve kırkayakların doğal görüntüsünden yola çıkılarak kullanılmıştır (Şekil 38.10). Eğer av, bu işaret uyarısı yanında kara kurbağanın doğuştan duyarlı olduğu kokuyu da taşıyorsa, hayvan onu yakalamaya daha kuvvetle yönelecektir.

Kara kurbağanın göz sinirinin beyindeki başlangıcının ve tectumun görme alanlarından kayıtlar alırken, Ewert, kurbağanın görsel dünyasının duyum "haritasını" keşfetti. Kara kurbağanın görme alanının alt yarısında -genellikle karadaki avlara ilişkin bölge- özel olarak avın şekline ve hareket tarzına uyarlanmış özellik saptayıcılar taşıyan bir tabaka mevcuttu. Mikroelektrotlar kullanarak yaptığı deneyler sırasında Ewert, bazen tek bir hücreyi uyarmayı başardığında,



38.9 Bir yavru ringa martısının gagalama davranışı
Ringa martısının yavrusu doğumundan itibaren ana martının gagasındaki kırmızı beneği gagalar. Yavru, resimde sağda görülen karton çubuğu da gerçek kuşu gagaladığı sıklıkta gagalayacaktır. Burada yavrunun gagalama davranışı, tamamen, bir grup başlatıcı tarafından yönlendirilmektedir -dikey bir çubuk üzerindeki bir ya da daha fazla sayıdaki kırmızı nokta yatay olarak salınmaktadır- öyle ki yavru kendisine sunulanın bir martı görüntüsü taşımayışına aldırmadan, üç noktalı çubuğu gagalamaya yönelir.

kurbağanın, görme alanındaki bu noktanın uyarlanmış olduğu yöne doğru döndüğünü ve hayali bir hedefe dilini uzattığını gözlemledi.

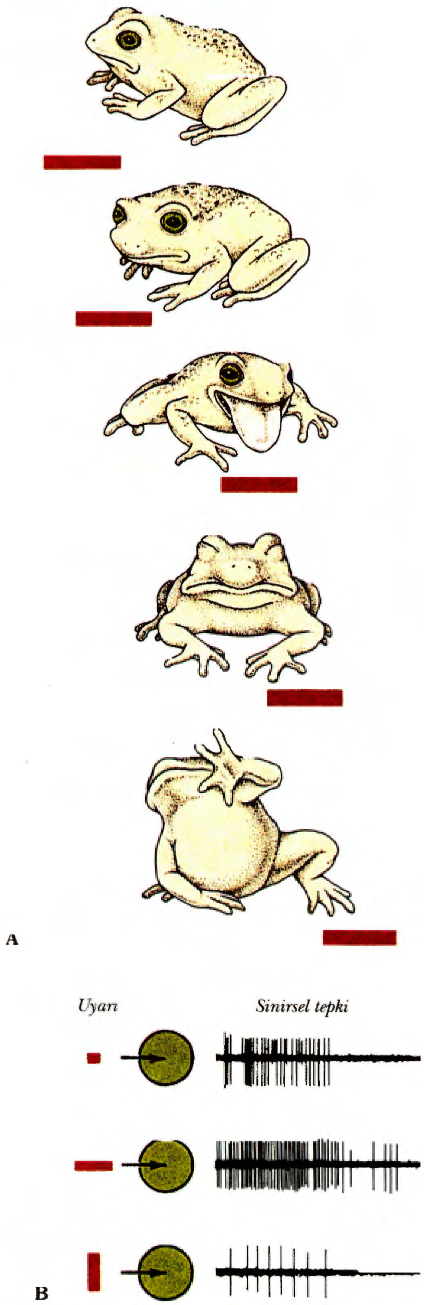
Ewert araştırmaları esnasında, kara kurbağalarında, iki farklı özellik saptayıcı grubu daha bulunduğunu saptadı -bunlardan biri kıpırdayan noktaları büyük bir olasılıkla uçan böcekleri, diğeri de potansiyel yırtıcı hayvanları (özellikle yakındaki büyük ve hareketli nesneleri) tanımaya yönelik özellik belirleyicilerdir. Kara kurbağa bunlara ya yere sinerek ya da kaçıp gözden kaybolarak tepki gösterir.

Görüldüğü gibi, çoğu hayvanın iletişim kurması için çeşitli özelliklerin içgüdüsel olarak tanınması gereklidir ve bunu sağlayan da görsel, işitsel ve koku almaya dayalı özellik saptayıcılardır.

MOTOR PROGRAMLAR

SABİT HAREKET KALIPLARI

Lorenz ve Tinbergen, 1930'larda bazı davranışların bir başlatıcıya ya hep-ya hiç tarzındaki tepki ile oluştuğunu fark ettiler: bu davranışlar, bir kere başladıktan sonra duruma bağlı olmaksızın devam edip tamamlanır. Kazların yumurta yuvarlama davranışı buna en çarpıcı örneklerden biridir. Bir kaz yuvasının dışında bir yumurta gördüğünde başını kaldırır, boynunu yumurtaya doğru uzatarak onu gagasının altına alıp yuvaya geri yuvarlar sonra tekrar kuluçkaya yatar (Şekil 38.11). Sıradan bir gözlemci, bu davranışı kaz açısından bakarak: onun bir problemi farkettiği ve çözdüğü şeklinde yorumlayabilir. Fa-

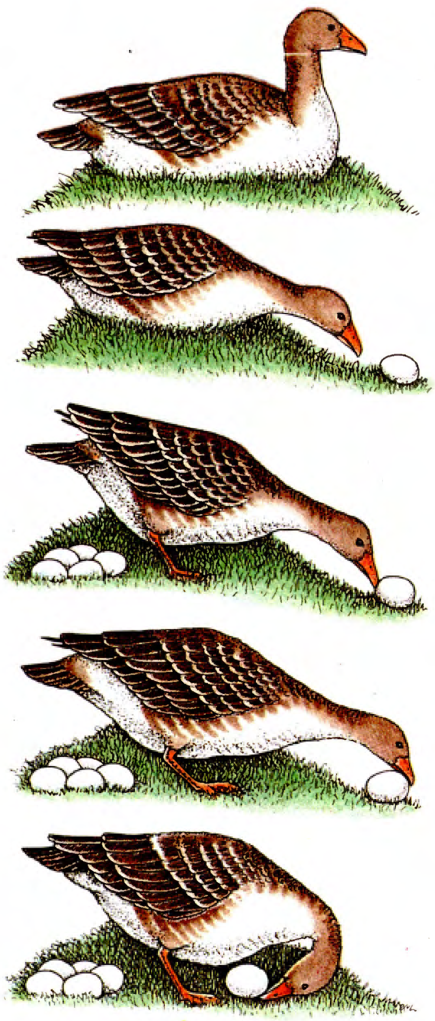


38.10 Kara kurbağasının av-yakalama davranışı
(A) Kara kurbağası yatay olarak hareket eden uzun nesnelere, onlara doğru dönüp dilini hızla bu nesnelere çarpmak suretiyle tepki verir. Gerçekte hiçbir şey yakalamamış olsa bile, kara kurbağa (gözleri kapalı durumda) onu "yutar" ve ardından ağzını siler. (B) Bu davranış, kurbağanın beyninde bulunan özellik saptayıcılar tarafından kontrol edilir. Buradaki özellik saptayıcılar, kendi alanı içine giren solucan benzeri bir uyarıya (örneğin yatay bir çubuk) tepki oluşturmaktadır.

kat bu bölümde önceden de bahsedildiği gibi, kaz yuvasında sürekli olarak yumurta yuvarladığı ve bu konuda deneyimi olduğu halde, yumurta olmadığı açıkça belli olan diğer birçok nesneyi de yuvarlamaktadır. Belli ki kaz, bir yumurtanın ne olduğu hakkında ancak kabataslak bir fikre sahiptir. Uzanmaya çalıştığı yumurta alındığında kaz, hiçbir şey olmamış gibi yumurtayı dikkatle yuvasına yuvarlama davranışına devam eder. Kısaca, yumurta yuvarlama koşullardan bağımsız bir davranış birimidir ve bir kere başlatıldıktan sonra başka bir uyarıya neredeyse hiç gerek olmadan tamamlanır. Lorenz ve Tinbergen bu tip davranış birimlerini ***sabit hareket kalıpları*** olarak adlandırmışlardır.

Sabit hareket kalıplarının daha pek çok örneği bulunmaktadır. Bunlar arasında, bu ve önceki bölümlerde tartışılan bir dizi davranış sayılabilir. Yavru guguğun asıl yuva sahibine ait yumurta ve yavruları ortadan kaldırması, kara kurbağaların av yakalama davranışı, beslenme, *Aplasia*'nın kaçma davranışı, çekirgelerin sıçraması ve insanların yutkunması, sabit hareket kalıbı örnekleridir.

Lorenz ve Tinbergen tarafından tanımlanan sabit hareket kalıpları günümüzde motor programlar olarak adlandırılmaktadır (bak s. 1026). Biz bundan sonraki bölümlerde daha modern olan bu terimi kullanacağız ancak halen birçok araştırmacı, yumurta yuvarlama gibi duyuma dayalı feed-back (geri beslemeli) uyarılardan neredeyse tamamen bağımsız olan davranış birimlerini, ayakkabı bağlama ya da piyano çalma gibi hem feed-back uyarılarına bağımlı hem de öğrenmeye dayalı motor programlardan ayırdedebilmek için bu eski terimi kullanmaya devam etmektedir.

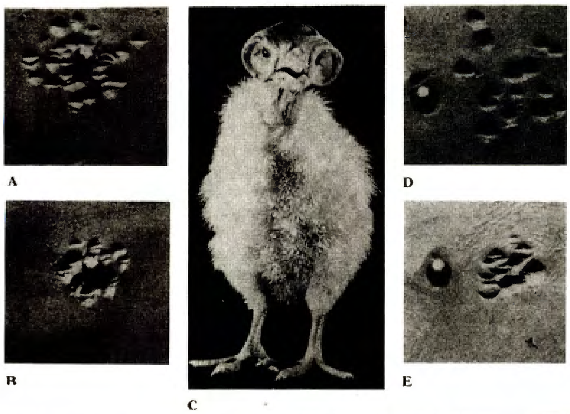


38.11 Bir kaz tarafından yuvarlanan yumurta Bir kaz yuvanın dışında kalmış bir yumurta gördüğünde doğrulup gagasıyla yumurtaya uzanır ve onu tekrar içeri yuvarlar. Gördüğü nesne bir bira şişesi olsa bile ya da uzanmaya çalışırken yumurta önünden alınsa bile, kaz, yumurtanın durumunu düzeltme davranışını aynen sürdürerek sonlandırır.

OLGUNLAŞMA VE MOTOR ÖĞRENME

Genellikle doğuşta sergilenmeyen bir motor davranışın, öğrenilmiş bir davranış olup olmadığını kesin olarak söylemek zordur. Bununla birlikte bazı durumlarda özellikle omurgasızlarda öğrenme olanakları o kadar sınırlıdır ki yalnızca yetişkinlerde görülen birçok davranışın bile doğuştan var olduğu kabul edilmelidir. Örneğin, bal arılarını yakalama konusunda özelleşmiş olan bir yaban arısı; koza örme, kozadan çıkma ve kendine özel tipte bir yuva kazma, kendine bakma, uçma, kur yapma ve çiftleşme, arılara saldırma, kendisi zarar görmeden onu boynunun arkasındaki zayıf bölgeden sokma, kurbanının toplamış olduğu balı onun karnını sıkarak çıkarma, uçarken felç ettiği avını taşıma, yeni yuva kazma, yumurtlama, yuvasını kapatma ve benzeri davranışlarla donatılmış olarak doğmuş olmalıdır. Çünkü bir yaban arısının, doğumu ile ilk davranışını sergilemesi arasında, bunu deneme-yanılma ile öğrenmek için hiç fırsatı olmayacaktır. Bununla birlikte, diğer omurgasız davranışlarının çoğu değişken ve karmaşıktır, ayrıca zamanla değişikliğe uğrar. Halbuki omurgalılar, daha uzun ömürlü oldukları için ve daha az yaşam telaşı içinde olduklarından, deneyim kazanma olanağına ve avantajına sahiptirler.

Yine de, omurgalılarda öğrenilmiş gibi görünen birçok davranışın aslında doğuştan var olduğunu belirtmek gerekir. Şikago Üniversitesi'nden Eckhard Hess'in zekice kurguladığı deney, bir motor programın nasıl olgunlaştığını gösteren klasik örneği oluşturmuştur. Hess, bu deneyde yenidoğmuş civcivlere görüş alanını yedi derece sağa kaydıran minik gözlükler taktı ve civcivlerin yumuşak toprak üzerine yerleştirilen bir hedefi (gagalama davranışı için anahtar uyarısı görevi yapan tohumlara benzeyen çivi başlarını) bularak onu gagala-



38.12 Civcivlerde gagalama davranışının gelişmesi Yenidoğan civcivler hedefi dağınık bir isabetle gagalarken (A), büyüdükçe hedefe isabet oranı artar; dört günlük bir civcivin gagalama izleri dar bir alanda yoğunlaşır (B). Bu değişiklik, gelişme sürecindeki ilerlemeye -görmenin kuvvetlenmesi ya da belki boyun kaslarının güçlenmesi- bağlı olabilir ya da civciv öğrenme yeteneği geliştikçe farkettiği hatalarını düzeltmektedir. Eckhard Hess bu olasılıklardan hangisinin doğru olduğunu ortaya çıkarmak üzere, civcivlerin bir kısmına görüş alanını biraz sağa kaydıran gözlükler taktı (C). Bu civcivler yeni doğduklarında alışıldığı gibi dağınık gagalama eğilimi gösterdiler ancak gagalama izleri hedefin sağındaydı (D). Dördüncü gün gagalama daha dar bir alana odaklanmıştı; ama hala hedefin sağındaydı (E), bu da civcivlerin hedefi bulmayı sağlayacak öğrenme yeteneğinden yoksun olduklarını ortaya koyuyordu. O halde bu deneye göre, gagalama davranışında rol oynayan göz ve gaga koordinasyonu doğuştan mevcut olan bir davranıştır ve zamanla gelişen bu koordinasyonun öğrenme işleviyle bir ilgisi yoktur.

maktaki isabet oranını kaydetti. Hem gözlüklü hem de gözlüksüz civcivlerin yumuşak zemindeki gagalama izleri dağınıktı; fakat gözlüklü civcivlere ait izler belirgin bir şekilde hedefin bir tarafında yoğunlaşmıştı (Şekil 38.12A, D). Birkaç gün sonra, iki grupta da gaga izlerinin dağınıklığı azaldı ancak gözlüklü civcivlerin gagaladıkları alan hala hedefin dışındaydı (Şekil 38.12B, E). Bu deney, civcivin hedefi bulma ve gagalama davranışının, öğrenmekten ziyade doğuştan varolan ve sinir-kas koordinasyonunun artmasının basit bir sonucu olarak gelişen bir davranış olduğunu ortaya koymuş oldu.

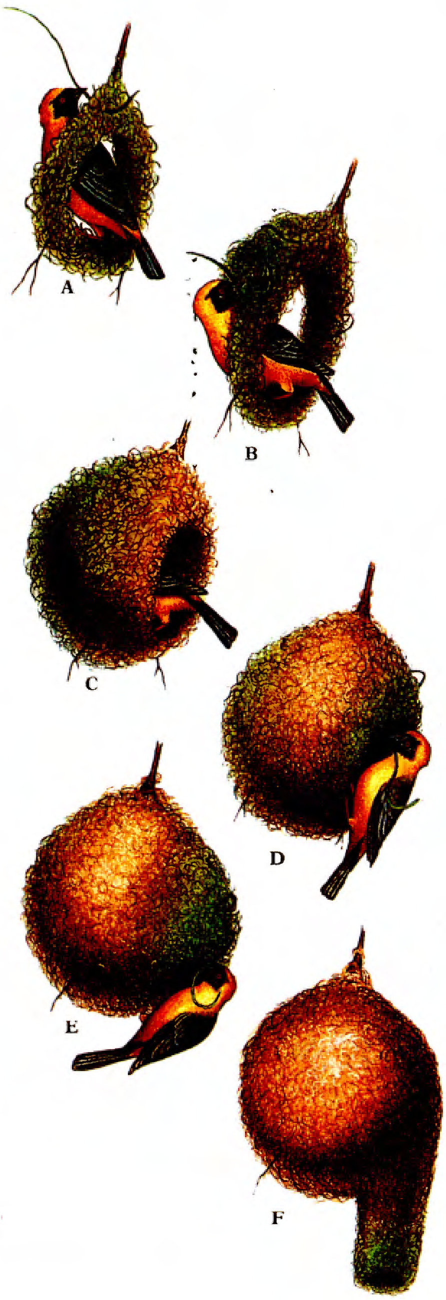
Bu davranış kalıbı insanlar için de istisnasız geçerlidir. Örneğin, doğumdan yaklaşık bir ay sonra ortaya çıkan gülümseme eylemi öğrenmenin bir sonucu değildir: nitekim gözleri görmeyen bebekler bile bir uyarı ile gülümsemeye başlarlar (Şekil 38.13). Öğrenilmesi gerektiğini düşündüğümüz davranışlar bile aslında doğuştan var olan motor programların ortaya çıkmasıdır. Örneğin, birçok türde doğuştan var olan yürüme davranışı, bizim türümüzde önce öğrenilmelidir. Yürümeyi sağlayan, bacakların adım atma yeteneği ve bacakların karşılıklı etkileşimini sağlayan refleks arkları, doğumda önceden var olmasına karşın - insan yavrusu yürüyemeyecek kadar küçükken bile, kendisini uygun şekilde destekleyen bir yürüteçe konulduğunda yürüme hareketleri yapar- insanlar kendi ağırlığını taşıyabilecek olgunluğa ulaştığında önce vücudunu dengede tutmayı öğrenmek zorundadır. Ancak zahmetli öğrenme işlemleri tamamlandıktan sonra yürüme otomatik hale gelir. Yüzme ve bisiklete binme eylemlerinin de hikayesi aynıdır ve herkesin bildiği gibi büyük uğraşlarla bir kere öğrenildikten sonra hiçbirisi tamamen unutulmaz. Aynı davranış kalıbı diğer hayvanlarda da görülebilir: öğrenilen davranışlar sıradan hale gelebilir ve büyük ölçüde otomatikleşebilir -öyle ki doğuştan var olan bir motor programın özelliklerini gösterirler. Bu, beyinde yeni motor-program döngülerine ait bağlantıların kurulması esnasında meydana gelir. Gerçekten de insanlarda meydana gelen kısmi beyin hasarının etkilerini inceleyen çalışmalar, korteks ve serebellumun bazı özel bölgelerinin, öğrenilen motor programlarına ayrıldığını ortaya koymuştur. Bu bölgeler, büyük ölçüde lokalize olmuş durumdadır; örneğin, daktilo yazmak, yazı yazmak, örgü örmek, piyano çalmak, ayakkabı bağlamak ve bunun gibi duyarlı parmak kontrolu gerektiren motor programların kurulması ve depolanması için korteksin belirli bir bölgesi kullanılırken; yüzme, futbol oynama gibi aktivitelerde gerekli organ hareketleri ile ilişkili programlar için korteksin diğer bir bölgesi kullanılır.

Öğrenilmiş davranışların artık detaylı bilinç kontrolü olmadan



38.13 Gülümseme
Gülümseme yenidoğan bebeklerde dördüncü hafta civarında kendiliğinden ortaya çıkar. Doğuştan kör olan onbir aylık bu bebeğin gülümsemesi bu motor programın doğuştan varolduğunu göstermekte. Bebeğin gözleri annesinin sesine sabitlenmiş durumdadır, bu da doğuştan varolan bir karmaşık davranış örneğidir. Gülümseme, anne ile çocuk arasında kuvvetli duygusal bağların oluşmasını sağlar.

gerçekleşebilmesi, asıl bilinçli dikkatin yeni problemler üzerinde odaklanmasına imkan verir. Bu hem insanlar için hem de diğer hayvanlar için bir önemli bir avantajdır. Örneğin; tohumların kabuğunu soymayı öğrenen bir kuş, beslenme esnasında, bir yandan bu işi otomatik olarak yaparken diğer yandan dikkatini etraftaki düşmanlarını izlemeye verebilir.



38.14 Dokumacı kuşunun yuva yapması
Bir erkek dokumacı kuşu yuvanın temelini oluşturacak çatal biçimli uygun bir dal bulmakla işe başlar ve önce kendi etrafına halka şeklinde bir tünek örer (A). Sonra bunun içine yüzü dışarı bakacak şekilde yerleşerek kendi etrafında örme işlemine devam eder (B), böylece yuvasının çanak kısmını ve çatısını tamamlar (C). Ardından geri geri örerek kapı açıklığını oluşturur (D-E) ve son olarak bir eş bulmayı başardığı taktirde yuvayı saldırıdan koruyacak tüpü örer (F).

DAVRANIŞIN UYUMLULUĞU

Öğrenmenin karmaşık motor davranışta sıklıkla oynadığı temel rol üzerinde durmadan önce öğrenme faktörü yokluğunda mevcut olan karmaşıklık ve esneklik düzeyi üzerinde durmak gerekir. Çeşitli gözlemler ve deneyler ileri derecede karmaşık olan davranışın içgüdü ile yönlendirilebildiğini açıkça göstermiştir. Örneğin bilindiği kadarıyla tüm kuşlar yuva yapmak için doğru malzemeyi ve elverişli yerleşim yerini içgüdüsel olarak belirlerler ve bunu yaparken, doğuştan sahip oldukları talimatlara uyarlar. Kuş yuvaları karmaşıklık açısından, yere kazılmış basit bir çukurdan, her katı değişik malzeme ile örülmüş çok katmanlı yapılara kadar -örneğin ardıç kuşu yuvasını yaparken ilk olarak çalı çırpı, sonra ince dallar, sonra çamur ve son olarak ot kullanır- çeşitli biçimlerde inşa edilmiş olabilir. Ayrıca bu bütün bu malzemeyi birbirine ve yuvayı temele bağlamak için kullanılan malzeme de en az yuvanın kendisi kadar türe özgüdür ve dışkıdan, örümcek ağına ve yapışkan özellikteki tükrüğe kadar geniş bir çeşitlilik gösterir.

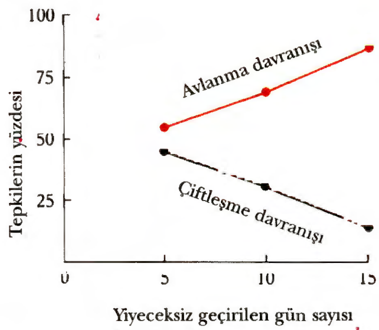
Kaliforniya Üniversitesi'nden N. E. Collias ve E. C. Collias; yuva yaparken birçok adımda gerçekleştirilen işlemlerin birbiri ile son derece uyumlu bir bağlantı içinde ortaya çıkışının, başka hiçbir örnekte dokumacı kuşlarındaki kadar açık seçik görülmediğini vurgulamışlardır. Yuva yapma işi erkek dokumacı kuşunun yuva yapmaya uygun dalı -ki bu genellikle ters duran bir Y harfi biçimindedir- seçmesiyle başlar (Şekil 38.14A). Bunun ardından erkek kuş çeşitli otlar toplar ve bunları şeritler halinde yırtarak yuvanın dokusunu oluşturmaya uygun hale getirir. Sonraki adımda kuş, bu şeritleri teker teker dokuyarak kendi etrafında bir çember oluşturur: bunun işi yaparken, şeritin ucunu önce dar bir aralıktan içeri sokar, şeritin ucu diğer taraftan çıkana kadar gagasını titreştirir sonra bu ucu yakalar ve çeker; bu esnada şeritin diğer ucu yapılmakta olan yuvanın dokusu içinde kalır. Kuş, şerit bitinceye kadar bu işlemi tekrar tekrar yapar. Bu davranış "döngü tamamlama" denilen bir bilgisayar rutininine benzer -yani, önceden belirlenmiş bir; amaca ya da kritere ulaşılana kadar bir seri işlem mekanik olarak devamlı tekrarlanır. Yuvanın girişi dışında kalan kısımlar tamamlandığı zaman (Şekil 38.14E), erkek kuş yapım işini içgüdüsel olarak bırakır ve kur yapma davranışları sergiler. Yani yuvasına asılarak kendisini başaşağı sarkıtır, kanatlarını açarak çırpmaya ve ötmeye başlar. Eğer bir dişi, erkeğin çağrısını kabul ederse yuvanın içini önce yumuşak otlarla onun üzerini de tüylerle döşer; bu arada erkek kuş yuvanın girişine, yılan ve diğer yırtıcı hayvanlardan korunmak üzere bir tüp örer (Şekil 38.14F).

Bu karmaşık yapının inşa edilmesi süreci daha basit olan alt aşamalardan oluşmaktadır öyle ki her bir alt aşamanın kendi motor programı ve açıkça belirli bitiş kriterleri mevcuttur. Örneğin, Collias, (yuvayı su geçirmez hale getirmek için çatının geniş çalı parçalarıyla örülmesi sırasında) yuvanın çatısını ışık geçirmeyen bir örtüyle örtmek suretiyle çatının kapatılması aşamasını sonlandırabildiğini

gördü, böylece opak tabaka tamamlandığı zaman kuşların çatıya çalı çırpı taşıma işlemine son vermeye programlanmış olduğu anlaşıldı. Kuş bir sonraki aşamaya başladığında Collias örtüyü alsa bile kuş tekrar çatıda yarım kalan işe geri dönmedi. Doğuştan var olan davranışlar içinde en karmaşık olanı, büyük bir olasılıkla bu alt aşamalar arasındaki geçişlerdir: belirli davranış aşamaları, çevreden gelen sinyallerle başlatılır; başlama ve bitiş işlemleri ise önceden belirli olan bir sıraya uygun olarak gerçekleşir ve bu süreçte ortaya çıkacak terslikleri gidermek için çözüm yaratma olgusu ya çok sınırlıdır ya da hiç yoktur.

MOTİVASYON/HAREKETE GEÇİRME VE DÜRTÜ

Farklı türlerin davranışları da birbirinden farklıdır -örneğin dokumacı kuşu yuvasını ardıç kuşundan ya da kazlardan oldukça farklı biçimde inşa eder. Ayrıca, aynı hayvanın değişik zamanlardaki davranışı da birbirinden farklı olabilir- kuşlar her zaman yuva yapma, güneye göç etme, potansiyel eşlere kur yapma davranışı göstermezler. Hayvanı belirli bir anda birşeyi daha sonra başka birşeyi yapmaya iten içsel kuvvet ***dürtü*** olarak adlandırılmaktadır. Dürtünün iki temel etkisi vardır, ancak bunların ikisi de henüz tam olarak anlaşılamamıştır: dürtü, hayvanın gelen uyarıya tepki verme eşiğini değiştirebilir böylece belirli bir davranışı iyice belirgin bir hale getirebilir ya da daha değişik bir hale koyabilir ya da bu davranışı tamamen yeni bir programla değiştirebilir. Eldeki veriler, dürtülerin bir çeşit hormonal kontrol, proprioseptörel düzenleyici ve önceki bölümlerde incelediğimiz alışkanlıklar tarafından şekillendirildiğini kuvvetle düşündürmektedir.



38.15 Erkek sıçrayan örümceğin kendisine sunulan modele verdiği yanıtlardaki değişiklik, yiyeceksiz geçirdiği gün sayısının işlevi cinsinden görülmektedir Erkek örümceğin avladığı böceklerin bir kısmı dişi örümceklerle benzerlik gösterir. Bu tip bir model yaparak, örümceği o anda yönlendiren koşullara göre, onda avlanma ya da eşleşme davranışını tek bir modelle başlatmak mümkündür. Model sunulduğunda, örümceğin davranışı, aç kaldığı süreye bağlı olarak değişiklik gösterir: aç geçirilen gün sayısı arttıkça örümceğin çiftleşme yerine avlanma davranışına eğilimi artar.

DAVRANIŞTA ÖNCELİKLERİN AYARLANMASI

Bir hayvan, aynı anda hepsi aktif olan çeşitli dürtülere cevaben; yiyecek arama, su arama, bir eşi cezbetme, kendi yaşam bölgesini diğer hayvanlardan koruma, yuvasını ya da barınağını onarma hatta oyun oynama gibi değişik davranışlar arasından bir seçim yapmak zorundadır. Belli bir anda, bu davranışlardan bazıları diğerlerinden daha önemlidir: ancak kaçma davranışı hemen her zaman en öncelikli davranıştır. "Zamanı bölüşme" olarak adlandırılan bir işlemle çeşitli dürtülerin yanıt eşikleri değiştirilebilir; bu değişiklikle belirlenen, o ana ait öncelik; hayvana, seçilmek için adeta yarış halinde olan çeşitli davranışlardan hangisini uygulayacağı konusunda yol gösterir. Bu öncelikler, örneğin, bir örümceğin belirli bir anda beslenmeyi mi yoksa eşleşmeyi mi gerçekleştireceğini belirler (Şekil 38.15). En fazla öncelik taşıyan davranışın gerçekleştirilmesiyle, bu davranışı yönlendiren dürtünün o anki önemi azalır böylece önceden daha az önemli olan diğer bir davranışın önceliği artabilir. Hayvanın hangi davranışı seçeceği sadece, çeşitli dürtülerden hangisinin o anda nispeten daha acil durumda olduğuna değil, aynı zamanda ortamda mevcut fırsatlara da bağlıdır: orta derecede aç; fakat çok susamış olan bir hayvan, ortam her iki davranış için de uygun ise su içmeye, buna karşılık, çevrede su bulunmuyorsa karnını doyurmaya yönelecektir.

DAVRANIŞ PROGRAMLARININ DEğİŞMESİ

Gelen uyarılara yanıt eşiğinin değiştirilmesine ilaveten, dürtüler, bir davranışı bütünüyle ortadan kaldırabilir ya da yeni bir davranış ortaya getirebilir. Örneğin, bir göçmen kuş, zamanı geldiğinde normalde aldığı besinleri belirgin bir şekilde değiştirerek göç yolculuğu için



38.16 Bir tahtalı güvercin çiftinin davranışı
Laboratuarda yetiştirilmiş bir çift güvercin birbirine kur yapmakta (A) ve çiftleşmektedir (B). Çift seramik kapta yuva yapar (C) ve yavrularını bu yapay ortamda büyütür. Kendi doğal ortamının dışında bile davranışlarını sürdürmeye belirgin bir eğilim içinde olması, güvercini standart laboratuar hayvanı haline getirmiştir.

gerekli enerjiyi sağlamak üzere vücuduna yağ depo edecek besinleri yemeye başlar, yılın göçe uygun döneminde göçeder ve uçacağı yönü doğru olarak belirler.

Bir kuş nasıl olup da daha önce hiç göç etmediği halde göç zamanı geldiğini sezinlemekte ve davranışını buna uygun olarak değiştirmektedir? Ve niçin kazlar, dışardaki yumurtaları yuvaya yuvarlama davranışını; sadece yumurtlama devresinin bir hafta öncesi ile civcivlerin yumurtadan çıkış döneminin bir hafta sonrası arasında sergilemekte ve bunun dışındaki zamanlarda dışarda kalan yumurtalara aldırış etmemektedir? Bu tip soruların cevabı günümüzde tam olarak verilmemiş olmakla birlikte; hayvan davranışlarının, genellikle bir çeşit içsel zamanlayıcının kontrolunda olduğunu biliyoruz. Bu zamanlayıcının görevi, hayvanın davranışını yaşamın belirli bir evresine uygun bir düzenden, bir sonraki evresine uygun diğer bir düzene devamlı olarak değiştirmektir.

Davranış kalıplarının böyle otomatik olarak değiştirilmesinin, oldukça iyi anlaşılmış örneklerinden biri halkalı güvercinlerin kuluçkaya yatma davranışıdır (Şekil 38.16). Halkalı güvercin normal koşullarda, eşine kur yapar, onunla çiftleşir, yuva yapar, yuvaya bir gün arayla iki yumurta yumurtlar (genellikle akşam üstü) ve kuluçkaya yatar. Yaklaşık 16 gün sonra yavrular yumurtadan çıkar ve yetişkinler onları gırtlaklarındaki özel bir bez tarafından yapılan kursak sütü ile beslemeye başlar. Eckhard Hess ve halen Purdue Üniversitesi'nde bulunan Erich Klinghammer, bu kuşlarda görülen davranış değişimine ilişkin bazı mekanizmaları aydınlatmışlardır. Bu konuda önemli bir keşif; bu iki araştırıcının, bir türün yetişkinlerinin yabancı bir türün yavrularını besleyip beslemeyeceğini test edecekleri bir deneyin hazırlığını yaparken, yuva yapan halkalı güvercinlerin yabancı türden yumurtalarla birarada tutulması sırsında ortaya çıkmıştır. Yumurtalar yuvada göründükten tam 16 gün sonra; bu yumurtaların kime ait olduğu, kendilerinin daha sonraki bir tarihte yumurtlayacak olması ya da yumurtalardan yavruların ne zaman çıkacağı hiç önemli olmaksızın halkalı güvercinlerin kursak sütü üretmeye başladığı görülmüştür. Bu bulgudan anlaşılacağı gibi, yavruları beslemek için gerekli olan metabolik ve fizyolojik hazırlıkları kontrol eden zamanlayıcının, 16 günlük bu davranışı harekete geçirmesini sağlayan şey, yumurtaların görünmesidir. Yumurtaların görünmesi ayrıca uygun şekilde kuluçkaya yatma ve yavru besleme davranışlarına ait dürtüleri de tetikler. Halkalı güvercindeki bu özel zamanlayıcı, yumurtlayan kuşlarda prolaktin hormonunun düzeyini ayarlar.

Prolaktin, beyindeki özel nöronlara bağlanarak, yumurtlayan kuşlara özgü davranışları ve kursak sütü üretimini harekete geçiren döngüyü başlatır. Prolaktinin düzeyi belirleyicidir; çünkü kuluçka davranışı düşük hormon konsantrasyonuyla başlatılırken, kursak sütü üretimi daha yüksek bir hormon konsantrasyonu gerektirir. Benzer davranış zamanlayıcıları; belirli davranışları başlatıp durdurmak için her zaman belirli hormon düzeylerindeki değişmeleri kullanmasalar da, özellikle yumurta yuvarlama davranışının ve diğer sayısız motor davranışın kontrolundan sorumludurlar.

SİRKADİYEN RİTİMLER

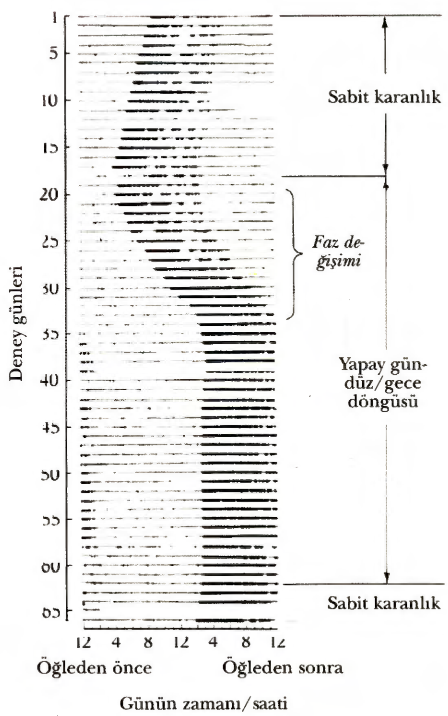
Bütün alışılmış davranışları başlatıp durduran ve dürtüleri yönlendiren içsel zamanlayıcıların en belirgin olanı, günlük davranış döngülerini -örneğin uyuma ve uyanma döngülerini- kontrol eden evrensel bir zamanlayıcıdır. Bir hayvandaki döngülerin, dışardan bir uyarı gelmediği zaman dahi devam etmesi bu "saatin" var olduğunu kanıtlamaktadır. Örneğin, geceleri dolaşan ve yem arayan bir hayvan olan

uçan sincap, 10 saat yem arama-14 saat dinlenme döngüsünü sürekli karanlık koşullarında bile hiç bozmadan devam ettirir (Şekil 38.17).

Hayvanlardaki döngüsel davranışların periyodu, yaklaşık 24 saat (tam olarak değilse bile) olduğu için bunların kontrol ettiği döngülere ***sirkadiyen ritimler*** denmektedir (Latin dilinde *circa*, "hakkında, dair" ve *dies*, "gün" anlamındadır). Deneysel koşullarda çeşitli aktivitelerin ritimleri, 24 saatlik güne göre sistematik olarak süregider (Şekil 38.17). Organizmaların ritimleri, uyarıların türe özgü hiyerarşisi tarafından yeniden kurgulanabilir; bunlardan en önemlisi de genellikle ışıktır. Yeniden kurgulanmaya içsel saatin verdiği yanıt ("faz değişimi" olarak ya da daha sıklıkla "saat değişimi" olarak bilinir), özel bir zamanlama programına tabidir. Işığın görünmesi, birçok hayvan tarafından günün başlangıcını belirten bir anahtar uyarı olarak algılanır. Şafak sökmeden 6 saat önce verilen ışık, ritimi normale göre ileri alır; buna karşılık karanlık bir ortamda günün ışıması gereken saatten birkaç saat sonra verilen ışık, normal ritimi geciktirir. Sirkadiyen saatin dış kaynaklı uyarılara uyum sağlamak üzere bunlarla yeniden eşzamanlı hale gelmesi; dış ortamla içsel zamanın birbirinden ne kadar farklı olduğuna bağlı olarak, birkaç gün alabilir (Şekil 38.17). "Jet-lag" (geride kalma) olarak bilinen olayın nedeni de bu durumdur.

Sirkadiyen saatler, sadece buraya kadar sözü edilen organizmalarda görülmez. Saat fenomeninin ister tek hücre isterse çok hücreli bitki ya da hayvan olsun bütün canlı varlıklara ait tipik bir yapı işleyiş olduğunu gösteren pek çok bulgu mevcuttur Yaklaşık 24 saatlik döngüler takibeden hücresel işlevler arasında enzim aktivitesi, ozmotik basınç, solunum oranı, büyüme oranı, zar geçirgenliği, biyolüminesens (biyoışıma), ışığa ve ısıya duyarlılık ve çeşitli ilaçlara duyarlılık sayılabilir. Klinisyenler, bir ilacın uygun olan dozunun günün değişik saatlerinde birbirinden farklı olabildiğinin hatta bazı durumlarda belirli bir zamanda yararlı olan dozun diğer bir zamanda öldürücü olabildiğinin yavaş yavaş farkına varmaktadırlar.

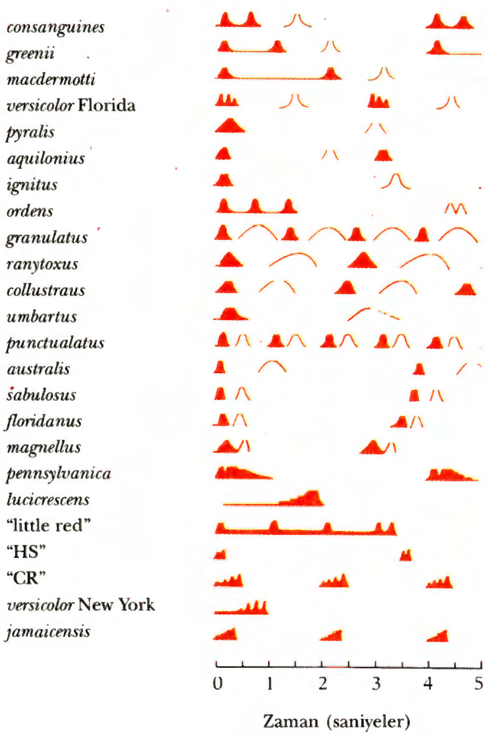
Bilinen tek davranış zamanlayıcılar, sirkadiyen saatler değildir. Kıyılarda yaşayan hayvanlarda 13 saatlik gel-git ve 29 günlük ay ritmi de etkilidir; bu ikisini birarada kullanarak hayvanlar, gel-git zamanlarını ve günlerini önceden bilirler. Bu kombinasyonun ileri derecede bir duyarlılıkla kullanılışı titreksinek örneğinde çok belirgindir. Titreksinek, iki gel-git arasında kumlardan ortaya çıkar, çiftleşir ve deniz düzeyinin ay boyunca en alçak olduğu gece saat 02-05 arasında yumurtalarını bırakır. Bu duyarlılık kesinlikle gereklidir; çünkü bu organizmanın erişkin şeklinin ömrü sadece iki saattir. Bunlardan başka, birçok tür -örneğin göçmen kuşlar- sabit laboratuar koşullarında bile yıllık ritimler izlerler.



38.17 Sirkadiyen ritim deneyinin verileri
Sabit karanlıkta (1-17 günler arası) bir uçan sincap (*Glaucomys*), yaklaşık 10 saat boyunca avlanma aktivitesini sürdürür (koyu çizgiler) ve ardından 14 saat dinlenir (açık renk çizgiler). Avlanma zamanı, 24 saatlik gün akışına göre süregider. Yapay gündüz-gece döngüsü uygulandığında (18-61 günler arası), aktivite ritmi tedricen bu döngünün içine kayar.

İLETİŞİM

Hayvanlar genellikle ya bireysel ya da sosyal yaşayış tarzı sergilerler - yani ya kendi başlarına ya da çiftler ve gruplar halinde yaşarlar. Tek başına yaşayanlar, türün diğer bireyleriyle ancak eşleşmek için biraraya gelirler. Her hayvanın -genlerinin devamını sağlamak için- kendi türüne ait ve üremeye hazır bir karşı cins bulması, canalıcı bir noktadır. İletişim büyük bir olasılıkla ilk kez bu, amaca hizmet etmek üzere ortaya çıkmış ve eşeysel iletişim mekanizmalarının gelişmesinin arkasından, bugün kullanılmakta olan sinyaller; sosyal gruplar içindeki hiyerarşiyi ve düzeni sürdürmek için gerekli duygu, niyet ve diğer bilgileri iletmek üzere artmış ve farklılaşmıştır.



38.18 Ateş böceklerinde yanıp-sönme kodları
Çeşitli ateşböceği türlerine (genus *Photuris*) mensup erkeklere ait sinyaller içi koyu renkli şekiller, dişilere ait yanıt sinyalleri ise çizgiler halinde gösterilmiştir. Her bir türe özgü olarak, dişi ateşböceğinin ışıması, erkek ateşböceğinin iki ışıma sinyali arasına denk gelmektedir. Bazı türlerde yanıtla ilgili veri elde edilememiştir.

EŞEYLER ARASI İLETİŞİM

Hayvanlarda iletişimin amacı, tıpkı davranışın temel amacı gibi canlı kalabilmek ve üremektir. Planaryadan (yassısolucanlardan) primatlara kadar çoğu hayvan, yaşamını kısmen ya da tamamen yalnız başına geçirir, bu nedenle çiftleşmek için kendi türünden bir karşı cinsi aktif olarak aramak zorundadır. Bu hayvanların, uygun bir eşi nerede arayacağını, bulduğunda onu nasıl tanıyacağını ya da bulunca ne yapacağını öğrenme imkanı yok denecek kadar sınırlı olduğundan çiftleşmeye ilişkin davranışların çoğu büyük ölçüde içgüdüsel olmalıdır.

Duyum kanalları En basit ve yaygın iletişim kanalı kimyasal olandır. Birhücreli organizmaların birçok türü, kendi türüne ait diğer bir bireyle karşılaştığında onu kemoreseptörleri sayesinde tanır. Buna karşılık diğerleri, örneğin üremek için peryodik olarak yığılan cıvık mantarlar, birbirlerinin yerini belirlemede feromon (koku) yollarından yararlanırlar. Sadece güvelerin çiftleşme sistemi biraz farklılık gösterir: bunlarda dişiler türe özgü bir feromon salar ve erkek kaynağını bulabilmek için bu kokuyu izler. Feromonlar; böcekler, suda yaşayan omurgasızlar ve memeliler gibi çok değişik gruplara mensup canlılarda da önemli bir role sahiptir. Her durumda kokunun oynadığı temel rol her zaman aynıdır: bireyi, karşısındaki bireyin muhtemel türü, eşeyi, üremeye hazır olup olmadığı ve uygun eşin bulunduğu yer konularında bilgilendirmek[1].

Pek çok tür diğer duyum tiplerini kullanır. Örneğin ateşböcekleri diğer ateşböcekleri tarafından çok uzak mesafelerden bile kolayca görülebilen yanıp-sönen sinyaller oluştururlar. Erkekler türe özgü bir kodla yanıp-sönerek uçarken, dişiler de yanıt olarak yanıp-söner ve vejetasyonu bekler (Şekil 38.18). Ateşböceklerinin iletişiminde çoğu zaman başlatıcı olarak rol oynayan şey, iki ışıma arasında geçen süredir. Ateşböceklerinin her iki cinsi de adeta özel bir aralık süresi setine ayarlanmıştır öyle ki el feneri ile yapılan birkaç deneme sonunda erkek ateşböceklerini kendinize doğru çekebilirsiniz.

Diğer türlerin birçoğu, ateşböceklerinin kullandığı iletişim yönteminin, mükemmelen zamanlanmış işitsel bir versiyonunu kullanır. Cırcır böcekleri ve kurbağalar birbirlerine seslenirken, tür ya da eşeyle ilgili herhangi bir karışıklığa yer bırakmayacak şekilde türlerine özgü sesler çıkarırlar (Şekil 38.19). Bizim gözümüze ve kulağımıza kesintili sinyallerin ritmik düzeni en kullanışlı özellik gibi görünür; fakat dişilerin özellik saptayıcıları yani alıcıları, iki sinyal arasında geçen süreye değil asıl sinyalin kendisine ayarlanmıştır. Bu yüzden, aralıklı sinyallerden oluşan şifreli bir iletişim şarkısı, bizim kulağımıza tamamen farklı gelse, dişiler normal bir şarkı olarak algılarlar.

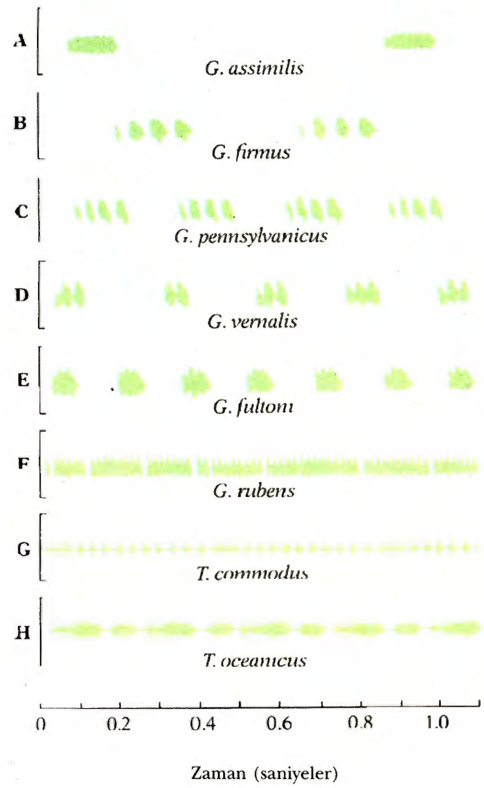
Çok daha ayrıntılı frekans sıklıklarını kolayca ayırdedebilen kuşlar ve memeliler gibi türlerde, farklı mesajlar iletmek için farklı frekanslar kullanılabilir. Kuşlarda, kendi türünü tanımak için, sadece sesin frekansı ve sinyallerin aralık düzeni kullanılmaz, aynı zamanda frekanstaki zamana bağlı değişim oranı da kullanılır. Sinyalleşme şarkılarını öğrenmesi gereken türlerde bile, bu üç karakteristiğin (ve belki bilmediğimiz diğerlerinin de) özel kombinasyonlarına yanıt oluşturan özellik saptayıcılar, hayvanı öğrenilmesi gereken şeye -erkeklerde nasıl bir şarkı söyleneceğine, dişilerde ise hangi şarkıyı duymayı umması gerektiğine- duyarlı hale getirir.

Çoklu sinyal kullanımı yoluyla özgünleşme Hayvanlarda iletişimin türe özgü oluşu; türe ait olmayan bütün diğer yaratıkları dışlayacak şe-

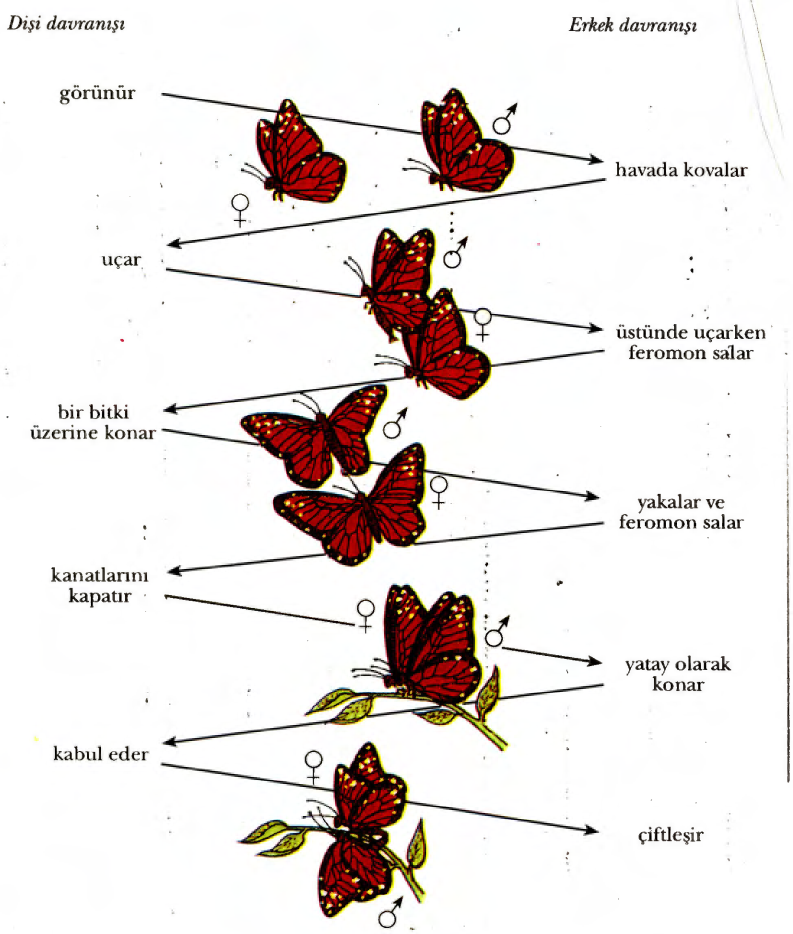
[1] Feromonlar olfactory/... reseptörleri tarafından algılanırlar. 36. Bölüm'de gördüğümüz gibi tad alma reseptörleri sadece tatlıyı, ekşiyi, acıyı ve tuzluyu algılayabilirler

kilde, aynı anda birden fazla sinyal çeşidinin kullanılması yoluyla sağlanmaktadır. Aynı anda birden fazla çeşitte sinyalin kullanılması, doğal olarak hata ihtimalini azaltır.

İkinci ve daha önemli bir teknikte, farklı sinyaller belirli bir sıra içinde verilir. Kraliçe kelebeğin kur yapma hareketlerinin sırası, iletişimin daha incelikli ve ayrıntılı olan bu şekline güzel bir örnek oluşturur (Şekil 38.20). Erkek, hızlı kanat çırpan herhangi bir şeyi -bu uçmakta olan diğer bir kelebek de olabilir- ona yetişene kadar kovalar. Çırpılan kanatlardan yayılan pırıltı, erkeğin kovalama davranışını harekete geçiren başlatıcıdır. Bu başlatıcı etkisiyle erkek, karın bölgesinden fırçaya benzer bir çift "kıl iğne" çıkartır ve bu iğneden kovaladığı nesnenin üzerine türe özgü bir feromon püskürtür. Eğer kovalanan doğru tür ve doğru cins ise ayrıca çiftleşmeye de hazırsa hemen yakındaki bir bitkinin üzerine konar. (Erkeğin kovaladığı şey, sıklıkla, düşen bir yaprak olabilmektedir) Erkek fazla hareket etmeden dişinin üzerinde uçmaya başlar, bu esnada kıl iğnelerini dişinin antenlerine sürter. Eğer herşey yolunda giderse dişi kanatlarını kapatır, böylece erkeğe üzerine konabileceği ve kendisiyle çiftleşebileceği mesajını verir. Çiftleşmenin gerçekleşebilmesi için, kur yapma davranışındaki her adımın sırası tam bir doğrulukla gerçekleşmelidir. Çe-



38.19 Cırcır böceğinin seslenişi
Erkek cırcır böcekleri kendi türlerinin dişilerini cezbeden kesikli şarkılarla onlara seslenirler. Altı *Gryllus* türünün (A-F) şarkıları basit, iki *Teleogryllus* türünün (G,H) şarkıları ise biraz daha karmaşıktır. Bir dişi yaklaştığı zaman erkek kur yapmak üzere şarkıya başlar.



38.20 Kelebeklerde kur yapma
Kelebeklerde kur yapma davranışı erkekten dişiye ve dişiden erkeğe gönderilen bir dizi sinyalden oluşur ve bu sinyaller belirli bir sıra izler. Eğer taraflardan biri doğru zamanda doğru sinyali veremezse kur girişimi yarıda kesilir, bu sayede ancak aynı türün karşı cinsten bir bireyi eşleşmeye hazır olduğunda çiftleşme gerçekleşir.



38.21 Sarkan sineklerde kur yapma
Erkek, dişiyi feromon yardımıyla cezbeder, ona yiyecek sunar (burada sunulan ölü bir sinektir) ve dişi bunu yerken onunla çiftleşir. Bazı erkekler bu armağanı sinekleri avlayarak elde ederken, bazıları dişi davranışlarını taklit ederek yaklaştığı kur yapan erkekten armağanı çalmak suretiyle ele geçirir. Ayrıca bazı erkekler avını dişiye sunmadan önce bütün besleyici sıvısını emerler, ancak dişi bunu farkettiği taktirde erkekle çiftleşmeyi reddedecektir.

şitli başlatıcıların özel bir sıra ile görev yaptığı bu tip bir strateji, neredeyse evrensel olarak tüm canlılar tarafından uygulanır.

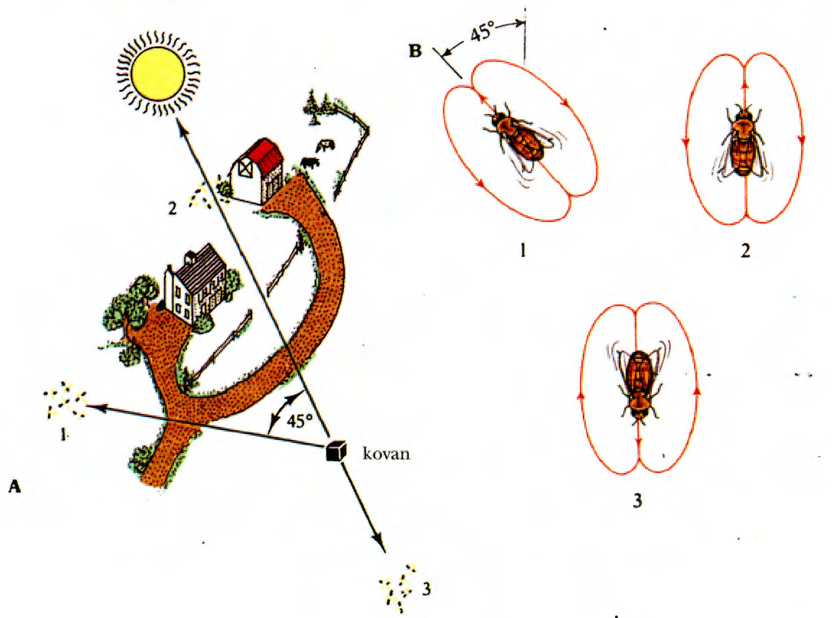
Riskler ve aldatma Karşı cins için yapılan kur davranışları haliyle düşmanların da dikkatini çekme riskini taşımaktadır. Örneğin, asalak böcekler öten cırcır böceklerini yakalarken, yarasalar çoğunlukla ötmekte olan kurbağa ve çekirgeleri avlar. Erkek bireyler genellikle ciddi bir problemle karşıkarşıyadır: eşi cezbetmek için yapılan gösteriler ölümcül olabilir ancak hiç çiftleşmemek de genetik bir intihardır. Bu durum karşısında çoğu erkek kurbağa ve erkek çekirge; kur yaparak bir eş bulmak yerine, kur yapmakta olan başka erkeklerin yakınına gizlenip kura ilgi duyan dişilerin karşısına çıkmayı tercih eder. Bu tip sahteci bireylerin, geleneksel karaktere sahip erkek bireylerin soyunun tükenmesine yol açacağı düşünülebilir; ama gerçekte durum böyle değildir; çünkü kur şarkıları söyleyen erkeklerin ortadan kalkması, "asalak" erkeklerin de sonu demektir. 17. Bölüm'de de gördüğümüz gibi böyle durumlarda, frekansa bağlı seçilim sayesinde, otomatik olarak bütün davranış alternatifleri arasında bir denge kurulur ve dürüst olsun olmasın bütün erkekler üreme konusunda hemen hemen aynı başarıyı gösterirler.

Hile olgusunun varlığı gösteriyor ki; cinsel iletişim, her zaman iki tarafın da menfaatine olan bir durum değildir. "Aşkta ve savaşta her şey mübahtır" özdeyişi doğada da aynen geçerlidir. Örneğin, tipik olarak, erkek sarkan sinekler yiyecek bulmak için avlanır -genellikle bu av daha küçük bir tür sinektir- ve avını daha önceden feromonla cezbettiği dişiye eşleşme armağanı olarak sunar (Şek 38.21). Bu armağanın içerdiği besinler, dişinin yumurta üretmesine imkan sağlar. Dişi erkeğin yakaladığı avı yerken erkek onunla çiftleşir. Bununla birlikte bazı erkekler dişiyi elde etmek için bu kadar çaba sarfetmezler. Bir av aramak için zaman ve enerji kaybetmek yerine; eşleşme sinyalleri veren bir erkeğe sanki kendisi dişi imiş gibi sokulur, sunulan avı kapar ve hızla oradan uzaklaşır. Diğerlerini aldatma kapasitesine sahip bireylerin kendisine sağladığı çıkar ve aldatılanın gördüğü zarar öylesine büyüktür ki birçok hayvan topluluğu böyle sahteci bireyleri safdışı bırakmak üzere yöntemler geliştirmiştir.

SOSYAL İLETİŞİM

Hayvanlarda topluluk oluşturma çeşitli derecelerde karşımıza çıkar: örneğin, cır cır böcekleri ve ateş böcekleri çiftleşme esnasında birarada geçirdikleri birkaç dakika dışında tamamen yalnız yaşarlar, buna karşılık diğer aşırı uç örneğinde, karıncalar ve bal arıları geniş koloniler halinde yaşarlar ve koloni dışında kaldıklarında ölecek kadar bu yaşam tarzına bağımlıdırlar. Çoğu sosyal hayvan, bu iki uç arasında bir yerde bulunur. Birçok kuş, yavruların bakımı için birkaç haftalığına karşı cinsteki kuşla çift halinde yaşar ve kışın korunma amacıyla birlikte beslenen sürülere katılabilir. Türün sosyallik derecesi ve yapısı, o toplulukta hangi sosyal sinyallerin kullanılacağını büyük ölçüde belirler. İleri derecede sosyalleşmiş hayvan topluluklarında; avlanma ya da kaçma gibi aktiviteleri düzenlemek, topluluk içi sosyal durumu belirtmek, bireysel ruh halini ya da niyeti ortaya koymak v. b. amaçlar için yeni sinyallere gereksinme duyuldukça iletişimde daha karmaşık yeni düzeyler (ve bazen yeni davranış mekanizmaları) ortaya çıkmaya başlar.

Bal arılarında dans yoluyla iletişim İletişimde zerafet ve karmaşıklık söz konusu olduğunda pek az iletişim sistemi bal arılarının dans di-





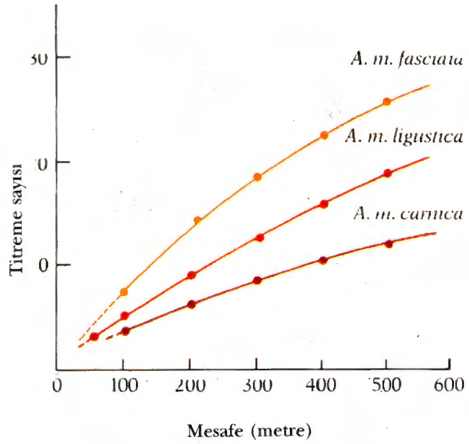
38.22 Arılarda dans dilinin kullanılışına bir örnek
(A) Üç farklı yiyecek kaynağı kovandan bakıldığında güneşe 45 derece açı yapacak şekilde sola (1), tam güneş yönüne (2) ve güneşin tam aksi yönüne (3) yerleştirilmiştir. Bu yiyeceklerin yerini öğrenerek kovana dönen işçi arılar, karanlık kovandaki peteğin dikey yönünden ya 45 derece sola dönerek, ya tam yukarıya dönerek ya da tam aşağıya yönelerek danserderler. Kısaca peteğin üzerinde dikey durumda iken arının yönü güneşi sembolize eder. Fotoğrafta, bacaklarında polen taşımakta olan danseden arının etrafı diğer arılar tarafından sarılmış durumda görülmektedir.

liyle boy ölçüşebilir. Yiyecek aramakla görevli işçi arının, iyi bir kaynak bulduğunda bunun yönünü ve uzaklığını kovandaki diğer arılara ifade etmede kullandığı sembolik iletişim sistemi, bugün artık eskisi kadar etkileyici görünmese de 1945 yılında Karl von Frisch tarafından ilk kez keşfedildiğinde büyük hayranlık uyandırmıştı.

Kovana dönen işçi arıların sıklıkla basmakalıp hareketler yaptıkları ya da "dansettikleri" bunun üzerine diğer arıların, keşfe çıkan bu arıların bulduğu yiyecek kaynağına yöneldikleri uzun yıllardan beri bilinmektedir. Fakat kovandaki arıların yiyecek bulmak için buralara tesadüfen gelmediği,1943'te yapılan ve işçi arıların kovandan çok uzaktaki yiyecek kaynaklarına gitmek üzere eğitildiği deneylerde kesinlik kazandı. Diğer arıların yiyecek bulmak için, işçi arıların işaret ettiği yere gittiğini gören von Frisch, özel bir gözleme kovanında (genellikle gece karanlıkta peteğin dikey tabakaları üzerinde yapılan) dansları gözlemeye başladı. Keşfe giden arıları iki gruba ayırdı, herbir grubun üyelerini farklı bir renkle işaretledi ve herbir grubu farklı bir bölgedeki yiyecek kaynağına gitmek üzere eğitti. İki grubun danslarında, iletmek istedikleri farklı mesajı yansıtacak hangi farklı dans hareketlerinin yapıldığını gözlemledi ve bu dansların şifresini çözmeyi başardı.

Yiyecek keşfine giden işçi arı dansın en can alıcı kısmında bir titreme hareketi yapar ya da vücudunu bir taraftan diğer tarafa "sallar" ve katlanmış kanatlarını titreştirdikçe kendiliğinden oluşan, patlamaya benzer ani sesler duyulur. Kovandaki diğer arılara verilmesi gereken bütün bilgi, akustik olarak vurgulanan bu kanat ve vücut hareketleri ile iletilir. Arı petek üzerinde "belirli bir düzlem doğrultusunda dikildiğinde", ki bu her zaman güneş yönüdür; bu dikey yöne göre dansın yapıldığı açı, yiyeceğin güneşe göre hangi doğrultuda olduğunu gösterir (Şekil 38.22). Örneğin, eğer yiyecek kovandan bakıldığında güneşe göre 45 derece solda görünüyorsa; dans, dikey doğrultudan 45 derece solu işaret edecek şekilde yapılır. Kovan karanlık olduğunda bile arılar danstaki açıyı algılayabilirler.

Uzaklık, titreşimin süresi ya da her seferdeki titreşim sayısı tarafından belirlenir (Şek. 38.23).



38.23 Arı dansında mesafe kodları
Farklı bal arısı alt türleri mesafeyi anlatmak için arı dilinin değişik lehçelerini kullanırlar. Örneğin, Alman bal arısı (*Apis mellifera carnica*) için her bir kanat titremesi yaklaşık 40 metrelik bir mesafeyi ifade ederken, bu İtalyan bal arısı (*A. m. ligustica*) için 25 metre, Mısır bal arısı (*A. m. fasciata*) için ise 15 metre demektir.

Her bir titreşim, mesafede belirli bir artışı -bu mesafe von Frisch'in deneyinde 40 metredir- gösterir. Dans yoluyla gerçekleştirilen iletişim sistemi bir dil olarak kabul edilir; çünkü bu yolla nesnelerin zaman ve mekan içindeki uzaklığı ifade edilmektedir (yani hayvanın burada yaptığı basit bir işaret etme ya da ses çıkarma değildir) ayrıca bu sembollerle donanmış bir sistemdir (örneğin "dikilme" güneş yönünü gösteren bir semboldür; benzer şekilde diğer yönler de kullanılabilir). Mesafe anlatımında kullanılan titreşim de bir semboldür ve çeşitli alt türlere ait balarıları mesafeyi belirtmek için bu dilin farklı lehçelerini kullanırlar (Şekil 38.23). Bu lehçeler tamamiyle içgüdüseldir: öyle ki farklı bir grubun içine bırakılan arı bu kovandaki dansları yanlış anlar.

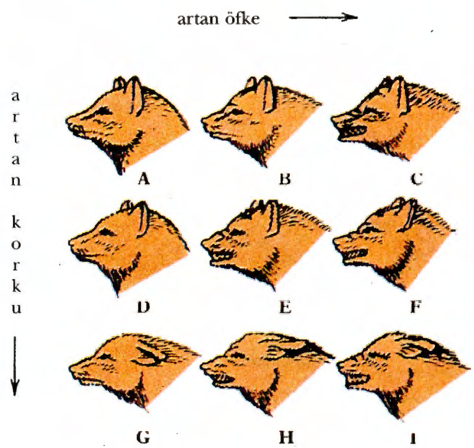
Von Frisch'in keşfinden sonra, Santa Barbara'daki California Üniversitesi'nden Adrian Wenner ve çalışma arkadaşları, böcekler arasında sembolik bir dilin kullanılabileceği fikrini destekleyen güçlü bir açıklamada bulundular. 1960'ların sonlarında, işçi arının yiyecek kaynağının yerini sadece koku işaretiyle verdiğini, yapılan dansla yiyeceğin yönü arasındaki bağlantının ise tamamen tesadüfi olduğunu öne sürerek bir seri deney başlattılar. Bu grubun bulguları akla yakın görünmesine karşın ve von Frisch'in deneylerinden hiçbiri dikkatli ve irdeleyici bir incelemede bu bulgularla çelişkili görünmese de, bugün biz arı dansının gerçekten de bir dil olduğunu biliyoruz. Princeton Üniversitesi'nden James L. Gould, danseden arıların yiyeceğin kaynağı konusunda kovandaki arılara yanlış bilgi vermesini sağlayacak bir yol buldu. Bu sayede dansı; arı sürüsünü yiyecekten çok daha uzağa gönderecek şekle dönüştürmeyi başardı. Günümüzde ise kovandaki arı sürüsünü istenilen herhangi bir noktaya göndermek için bilgisayarlarla kontrol edilen "robot" arılar kullanılmaktadır.

Öğrenme ve sosyal iletişim Bilindiği kadarıyla insanların konuşmasından sonra karmaşık bilgiler aktarmakta kullanılan en gelişmiş dil arıların dansetmesidir. Bu dil su, nektar, polen (arılar poleni proteini için toplar), ağaçların özsuyu (arılar tarafından açıklıkları kapatmakta ve kovandan atılamayacak kadar iri ya da acaip nesneleri gömmekte kullanılır) ve yeni yerleşim yerleri hakkında bilgi iletmekte kullanılsa da; temelde içgüdüsel olarak kontrol edilen kapalı bir sistemdir: arılar önceden hiçbir deneyimleri olmadan dansedebilir ve dansla iletilen mesajı anlayabilir ancak bu yeteneği sadece mesafeyi, yönü ve (henüz değinmediğimiz bir yolla) bir yerin yerleşmeye uygun olduğunu ifade etmekte kullanabilirler. Bununla birlikte, yüksek düzeyde sosyalleşmiş diğer hayvanlarda iletişim biraz daha esnek olabilir ve daha önce bahsettiğimiz nöral mekanizmalar burada görevli olabilir.

Birçok kuş ve memeli türünde, duruş biçimi ve yüz ifadesi iletişimde rol oynar. Örneğin, köpekler oyun istediklerini; hafif yere eğilerek ve kuyruğunu havaya kaldırıp sallayarak dile getirirler. Bu görüntü, türe özgü bir sinyaldir; örneğin kediler bu sinyali yanlış değerlendirir, bunun sebebi de büyük bir olasılıkla onların "kelime haznesinde" bu duruşa karşılık bir kelime bulunmamasıdır. Köpeklerde korku ve saldırganlık yüz ifadesi ile dile getirilir ve diğer köpekler tarafından kolayca algılanır (Şekil 38.24). Buna kısa kısa havlama ve hırlama gibi sese dayalı sinyaller de eşlik edebilir. Hayvanlar bu görsel mesajları nasıl tanımakta ve mesajın şifresini nasıl çözmektedir? Karmaşık görsel bilgiler; sesin ve kimyasal sinyallerin alınmasında olduğu gibi basit başlatıcılar sayesinde hemen beyinde kodlanamaz, ayrıca burada görevli nöral mekanizmalar da henüz bilinmemektedir.

ÖĞRENME VE DAVRANIŞ

Buraya kadar genetik olarak özelleştirilmiş hormonların ve nöral iletilerin kontrol ettiği davranış çeşitlerini inceledik. Bu tip davranış başlatıcılar tarafından uyumsal olarak harekete geçirilir ve dış uyarılarla tetiklenerek yönlendirilir. Bu davranış tipi sadece özel bir duyumsal geri beslemenin uyum geliştiren etkisine bağlıdır ve -nöral kontrol altında olduğu zamanlarda- 35.bölümde açıklandığı gibi, uyumun, alışkanlıkların, duyarlılaşmanın hücresel fenomenidir. Çatı yapımında gördüğümüz gibi davranışlar, şaşırtıcı derecede karmaşık olabilir. Ancak tamamiyle içgüdüsel olan davranışta genellikle uyumsal esneklik sözkonusu değildir. Halbuki birçok türün çevresel ve sosyal koşulların değişimine uyum sağlayabilmesi için, davranış esnekliğine gerek vardır ve bu da ancak öğrenme yoluyla mümkün olabilir.



38.24 Köpeklerin yüz ifadeleri ile verdikleri mesajlar
Birçok memeli ve kuş türü arasında köpekler ruhsal durumlarını ortaya koymak üzere diğer sinyallerin yanısıra beden dillerini yani vücutlarının duruş vaziyetini de kullanırlar. Burada köpeğin çeşitli derecelerdeki öfkesi ve korkusu aynı anda ifade edilmektedir. Her iki durum da birbirinden bağımsız olarak ortaya çıkabilir ve köpek bütünüyle öfkeli (C), bütünüyle korkmuş (G) ya da hem korkmuş hem de öfkelenmiş (I) olabilir. Kuyruk pozisyonu da ayrıca korkunun derecesini gösteren bir işarettir; bacakların arasına kıstırılmış kuyruk duruşu klasik bir korku pozisyondur.

KOŞULLARA UYUM SAĞLAMA

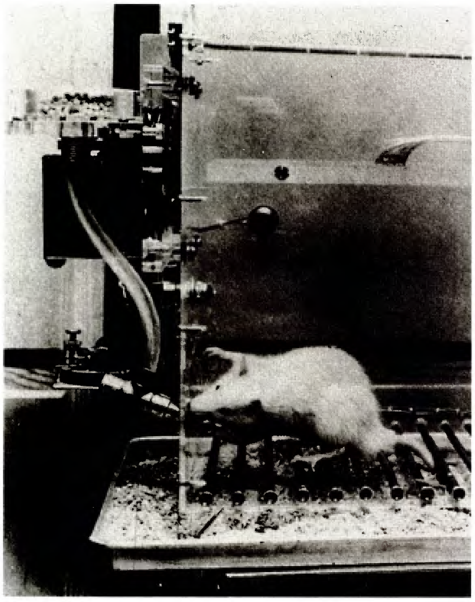
Eskiden birçok psikolog, basit ya da karmaşık bütün davranışların koşullara uyum sonucunda ortaya çıktığına -diğer bir deyişle, organizmanın doğal ortamda canlı kalabilmek için yapması gerekenleri tecrübe ederek öğrendiğine- inanırdı. Bu inanışın yanlış olduğu anlaşıldıktan sonra, uyum sağlama ile ilgili çalışmalar, daha çok hayvanların nasıl öğrendiği konusunu aydınlatmaya yöneldi.

Klasik uyum Psikologlar tarafından genel olarak iki tip uyum tanımlandı. İlki, Rus fizyolog Ivan Pavlov (1849-1936) tarafından gösterilmiştir ve Pavlov tarzı uyum ya da ***klasik uyum*** olarak bilinir. Pavlov bu öğrenme tipini, sindirim fizyolojisi çalışmalarını yaparken farketti. Köpeklerin yiyecek görünce ürettikleri salya miktarını ölçtüğü esnada Pavlov şunu gözlemledi: köpeklere yiyecek verilmeden hemen önce yiyecekle ilintisi olmayan bir uyarı -örneğin ışık ya da bir zil sesi- verildiği taktirde, köpekler kendilerini yiyecek beklentisi içine sokan görsel uyarının neredeyse aynını almış olurlar, yani tek başına ışık da zil sesi de salya üretimini aynı şekilde tetikler (Şekil 38.25). Bu, köpeklerin koşullara uyum sağladığı anlamına gelir.

Klasik uyum; koşullara uyum sağlama ile ilişkili olmayan bir uyarının (US/..) (içgüdüsel olarak) tanınmasını kaçınılmaz olarak izleyerek, yine koşullara uyum sağlamakla ilişkili olmayan (doğuştan



38.25 Pavlov'un klasik uyumu gösteren deneyi
Köpeğin çenesindeki alet salya miktarını -uyum olmayan tepkiyi- ölçmektedir, sağdaki kapta bulunan et uyum dışı bir uyarandır. Hayvanın uyum sağladığı uyaran ise ışıktır.



38.26 Laboratuar koşullarında deneme-yanılma yoluyla öğrenme
Doğru uyarıya yanıt olarak sıçan özel bir çubuğa bastığında cihazdan yem gelmektedir. Bu davranış, yapılması gereken işi daha iyi yaptığı her uygulamada hayvanı ödüllendirerek şekillendirilmiştir. İlk seferinde sıçan kafesin doğru köşesinde durduğu için ödüllendirilmiştir, sonra da çubuğa kazayla bastırdığında. Sonra ödül eşiği yükseltilmiş ve ödül vermek için hayvanın çubuğa bastırması şart koşulmuştur. Son olarak da sıçanın, bastırma işlemini belirli bir uyarıya cevaben yapması gerekmiştir.

mevcut) bir cevabın (UR/..) verilmesiyle başlar. Bu noktada, yepyeni bir koşullara uyum sağlama uyarısı (CS/..), US ile özdeşleşir ve bu işlem yeteri kadar tekrarlandıktan sonra, tek başına CS de aynı cevabı (bu aşamada artık CR olarak tanımlanır) ortaya çıkarır. Kısaca, hayvanda US → UR sırası ile bağlantı oluşur; ortam koşulları (ya da araştırmacı), hayvanda CS + US → UR bağlantısını sağlayabilir; hayvan kendi başına edindiği bir seri tecrübeyi genelleştirir ve sonunda CS → UR dönüşümü gerçekleşir. Bu bizim 35.Bölümde *Aplasia* ile ilgili olarak öğrendiklerimizin aynısıdır: normal olarak sifonun dokunmasını takiben solungaç içeri çekilir ancak; devamlı şekilde, dokunmadan çok kısa bir süre önce ya da eşzamanlı olarak bir ışıkla aydınlatma yapılırsa ışığa uyum görülebilir. Bu örneklerin her biri, sinir sistemi gelişiminde kullanılan ince-ayar mekanizmasına benzemekte ve koşullara uyum sağlama olgusunun, nöral sistemde görülen kendi kendini ayarlama işleminden evrimleştiğini düşündürmektedir.

Pavlov'unkilere benzer çok sayıda deney; klasik uyumun içgüdüsel bir işlem olduğunu ve bu sayede hayvanların kendini basit başlatıcılara ya da anahtar uyarılara bağımlılıktan kurtarıp, çevrelerindeki asıl önemli nesneleri ve bireyleri tanımaya yöneldiklerini göstermiştir. Doğal olarak türler arasında, uyum sağlanmış uyarıların kabul edilmesinde ve ince CS - US bağlantılarının yerine yerleştirilmesinde belirgin yetenek farkları mevcuttur.

Deneme-yanılma yoluyla öğrenme Eskiden psikologlar, karmaşık davranışların, uyum sağlanmış uyarıların ve uyum sağlanmamış yanıtların birbirine zincirleme bağlanması ile açıklanabileceğine inanırlardı. Ancak, Harward Üniversi'tesinden B. F. Skinner, örneğin bir sıçanın (hatta bir karıncanın) 30 seçenekli bir labirenti öğrenebilmesi gibi bir davranışın gerçekleşmesini, klasik uyum yoluyla mantıklı bir şekilde açıklamanın mümkün olmadığını farketti. Skinner, bunun yerine birçok hayvanın, davranışlarının sonucunu gördükten sonra davranışlarını buna göre yeniden değiştirdiğine dikkati çekti. Bu ikinci öğrenme stratejisine ***denemeye dayalı uyum sağlama*** ya da ***deneme-yanılma yoluyla öğrenme*** denmektedir. Laboratuar koşullarında araştırmacılar, hayvanları belirli bir davranışı gerçekleştirmek üzere eğitirler (Şekil 38.26) ; halbuki doğada hayvanlar kendi kendilerini eğitir.

Deneme-yanılma yoluyla öğrenme kapasitesi, hayvanlara önemli bir avantaj sağlamaktadır; çünkü bu onlara içgüdüsel olmayan bazı motor davranışlar edinme olanağı verir. Örneğin, yem yiyen bir kuş, etrafındaki farklı tipte tohumları seçmek, kabuklarını soymak ve tahılları kabuklardan ayırdetmek için doğuştan gelen motor programlara sahip değildir. Tersine kuş,tohuma benzeyen objeleri tanımak için doğuştan yeteneklidir ayrıca tohuma benzeyen nesnelerin ne olduğunu denemek için de içgüdüye sahiptir. Gagası ve diliyle yem bulmaya uğraşan bir ispinozun ilk ayçiçeği tohumuna ulaşması birkaç dakikasını alabilir; fakat sonuçta elde ettiği tohum onu bir deneme daha yapmaya yönlendirerek bir anlamda ödüllendirir. Deneme-yanılma yoluyla ispinoz, hangi kaslarının yeme ulaşmakta etkin, hangilerinin bu işle ilgisiz olduğunu keşfeder, tohumları başarıyla açma deneyimi arttıkça kuşun yem yeme davranışı, yavaş yavaş süratli ve etkin bir seri hareket haline gelir ve giderek de otomatik-öğrenilmiş bir motor programa dönüşür.

Şartlara uyum sağlamada eğilimlerin rolü Araştırmacıların çoğu başlangıçta, hayvanlara herhangi bir CS ile herhangi bir US arasında bağlantı kurmayı öğretebileceklerine, ayrıca hayvanların fiziksel olarak becermeleri mümkün olan bütün motor davranışları deneme-ya-

nılma yoluyla öğrenebileceklerine inanıyorlardı. Oysa çoğu hayvanda sadece kendi türüne özgü kuvvetli "eğilimler" mevcuttur ve bu eğilimler hayvanların sadece kendileri için uyumsal olan öğrenme yollarında ilerlemelerini sağlar.

Örneğin ördek yavruları belirli bir sesle yaklaşan tehlike arasında ilişki kurmayı öğrenebilirler ve kendilerini sakınmak için belirli tipteki davranışları sergilerler (koşarlar, kanat çırparlar; fakat gagalamazlar). Ayrıca renk uyarıları ile yiyecek ödülü arasında ilinti kurmayı süratle öğrenir ve gagalama davranışıyla tepki gösterir (ama kanat çırpmaz). Fakat buna karşılık yavru ördekler, yiyecekle ses arasında ya da renkle yaklaşan bir tehlike arasında bağ kurmayı beceremezler. Yavrular için renk, sesten daha iyi bir yiyecek belirtecidir ve gagalama, koşmaktan ya da kaçmaktan daha uygun bir "deneyim edinme" davranışıdır; ses ise herhangi bir saldırı tehdidini ikaz eden en iyi uyarıcıdır ve bu durumda en uygun tepki uçmaktır.

Hayvanlar, böylece, belirli uyarıları içgüdüsel olarak tanımak ve bunlara uygun özel davranışları göstermek üzere önceden hazır duruma gelebilir (ve genellikle de gelir). Bu eğilimler, gerçekten de hayvanlara doğal ortamlarında en fazla yarar sağlayacak uyarıları ve davranış biçimlerini yansıtmaktadır. Şu halde içgüdü, öğrenme üzerinde odaklanmayı sağlar ve öğrenme işlemini yönlendirir, böylece hayvanlar davranışlarını daha uygun bir şekle çabucak değiştirebilirler. Bu tip örnekler, davranışları "içgüdüsel" ve "öğrenilmiş" olarak ikiye ayırmanın, olayı aşırı derecede basitleştirmek olduğunu ortaya koymaktadır.

ÖĞRENMEDE SEÇİCİLİK

Klasik uyumda ve deneme-yanılmaya dayalı uyumda doğuştan var olan uyumsal eğilimler hakkında buraya kadar öğrendiklerimizden yola çıkarak, doğal seçilim sürecinde ileri düzeyde özelleşmiş öğrenme programlarının nasıl evrimleştiğini anlayabiliriz. Birçok türde bu tipte öğrenme programları mevcut olmakla birlikte bu konudaki en ilgi çekici veriler kuşlardan elde edilmiştir.

Kuşlarda ebeveyni imprinting (Kalıp = Basılma) öğrenme Konrad Lorenz, hayvan davranışlarını, sonradan kalıp olarak adlandıracağı bir bakış açısından yani biyolojik açıdan araştırmayı düşünen belki de ilk kişidir. Erken gelişmiş kaz yavruları -doğduğu andan itibaren yürümeyi becerenler- hayatta kalabilmek için ebeveynini takip etmek zorundadır; bunu yapabilmek için de onları tanıyabilmesi gerekir. Yumurtadan henüz çıkmış bir kaz yavrusunun ebevynini hata yapmadan ayırdetmek zorunda oluşunu gözünüzde bir canlandırın. Doğduğu anda yavrunun görüş alanı inanılmaz çeşitlilikte nesnelerle doludur ve o bunlar arasından kendi ebeveynini tanır ve onların peşinden gider; daha sonra bir seçim yapması istendiğinde ise bütün diğer kazların arasından kendi ebeveynini seçer (Şekil 38.27A). Lorenz yumurtadan çıktıklarında yavruların kendi ebeveynini görmesini engelledi sonra türe özgü özel sesler çıkararak onlardan uzaklaşmaya başladı ve bu yavruların ebeveyn yerine kendisini izlediğini gördü (38.27 B). Fakat aynı deneyi üç gün bekledikten sonra yaptığında aynı sonucu alamadı. Kaz yavrularının ebeveynini takip etmesini ve ilerki bir zamanda karşılaştığında onları tanıyabilecek kadar hafızasına kaydetmesini sağlayan işlem günümüzde ebeveyni kalıp olarak tanıma olarak adlandırılmaktadır. Lorenz, yaptığı gözlemlere dayanarak bu işleme ilişkin birkaç noktayı şöyle vurguladı: bu olgu belirli bir kritik süreyle sınırlıdır, bu süre aynı zamanda duyarlı dönem olarak da bilinir ve bu özel tipteki öğrenme duyarlı dönemde gerçekleşir (Şekil 38.28). Bunun gerçekleşmesi için başlatıcılar - türe özgü ötme ve bulunduğu yerden başka bir yere doğru uzaklaşma

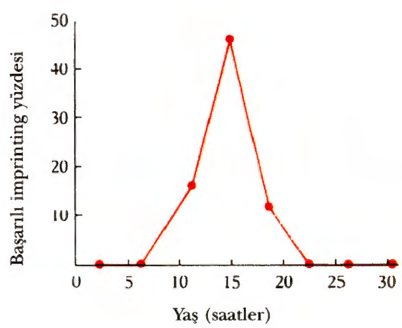


A



B

38.27 Kalıplaşmış yavrular
(A) Yavru kazlar diğer kazlardan hemen ayırdettikleri kendi ebeveynlerinin yakınlarındadırlar. (B) Yaşamlarının ilk gününde Lorenz'e kalıplaşmış duruma gelen yavrular sanki anneleri oymuş gibi Lorenz'i izlemektedir.



38.28 Yavruların imprinting cevabı verdikleri duyarlı dönem
Çeşitli yaşlardaki (saatler) ördek yavruları bir saat içinde hareket eden nesnelerle karşı karşıya bırakıldılar. Sonra bu nesneye karşı bu yavrularda imprinting olup olmadığı kontrol edildi. Sonuçlar, imprinting olayının en fazla 15 saatlik yavrularda meydana geldiğini gösterdi. Uygun bir nesneyle çok erkenden ya da çok geç karşılaşmanın ise etkili olmadığı görüldü.

(uyum sağlanmamış uyarılar) - gereklidir ve bunlar hem izleme hem de öğrenmeyi (uyum sağlanmamış yanıtlar) tetikler ve yönlendirir; gerçekten de yavrular, özellikle de doğru sesi çıkarıyorsa önlerine çıkan ilk hareketli nesneyi takip etmektedirler.

Burada ne ödül ne de ceza söz konusu değildir. Bu geri dönüşü olmayan bir işlemdir ve normal olarak hayvana ebeveynini tanıyabilme becerisi (uyum sağlanmış uyarı) kazandırır.

Artık kuşlarda karşımıza çıkan ebeveyne kalıplaşma olayının memelilerde de görüldüğünü biliyoruz. Ebeveyn tanımada rol oynayan başlatıcı işaretler, grup olarak türe özgü görünmektedir: bunlar, işitsel, görsel ya da (çoğunlukla memelilerde görülen) kokuya dayalı olabilmektedir. Kritik olan zaman süreci genellikle kısa ve erken bir dönemi kapsar ve bu yolla gerçekleşen öğrenmenin genellikle geri dönüşümü yoktur.

Kuşlarda eşeysel kalıplaşma Ebeveyn kalıplaşma aslında daha geniş kapsamlı bir kavramın bir parçasıdır. Lorenz'in gösterdiği diğer bir tip imprinting ***eşeysel kalıplaşma***'dır. Bu işlem sayesinde birçok hayvan kendi türünü ve çoğu zaman da yakın akrabalarını tanımayı öğrenir. Hayvanların çoğu, kendi türlerine mensup ve üremeye hazır karşı cinsten bireyleri, doğuştan var olan birtakım özellikleri sayesinde tanımaları mümkün olmakla birlikte; bazı durumlarda özellikle kuşlar ve memelilerde, doğuştan var olanın ötesinde daha detaylı bilgilere gereksinme duyulur. Örneğin Kuzey Atlantik'te birbirine yakın akraba olan ve görünüşleri de birbirine benzeyen dört martı türü birlikte yuva yaparlar; fakat nadiren kendi aralarında ürerler. Bu türler arasındaki tek anlamlı görünüş farkı irisin ve göz etrafını çevreleyen etli halkanın rengidir. N. G. Smith türler arasında bazı kuşların yumurtalarını değiştirmek ve diğer kuşların da göz halkalarını boyamak suretiyle, yavruların, ebeveynlerinin göz rengini bir davranış başlatıcısı olarak kullandığını gösterdi: bu kuşlar erişkin hale geldiklerinde, dişiler çiftleşmek için, gerçek ebeveynleri olsun ya da olmasın, kendilerini büyüten kuşlarla aynı iris ve göz halkası rengine sahip olan erkekleri seçtiler, erkekler ise sadece yavru iken gördükleri renk kombinasyonuna sahip olan dişilerle çiftleştiler. Demek ki yavrularda, ebeveynin göz rengine bağlı olarak imprint meydana gelmekte ve bu ileride yavru tarafından tekrar kullanılmaktadır. Genelde martıların eş seçiminde, seslenme ve duruş biçimi gibi diğer başlatıcıların da kullanıldığı bilinmektedir.

Diğer kalıplaşma çeşitleri Parazit olarak yaşayan kuşların çoğu imprinting kullanır. Örneğin daha önce sözünü ettiğimiz Avrupa guguk kuşu, başka türden kuşların yuvasında yumurtadan çıkar. Kendisine yabancı olan bu yuvada evsahibi kuşların ötüşlerini hafızasında saklar ve kendi yumurtalarını bırakmak için uygun yer ararken bu bilgiyi hatırlayarak kullanır. Yumurtaları bırakmak için doğru yuvayı seçmek çok önemlidir; çünkü herbir dişi guguk kuşu yumurtasını yalnızca bir tek türün yuvasına bırakabilir. Burada herhangi bir karışıklık, dişi için yavruların sağ kalamaması anlamına gelir; çünkü diğer türlere ait kuşlar yuvada kendilerine yabancı gelen bir yumurta gördüklerinde onu yuvadan atarlar ya da bunu yapamazlarsa yuvalarını dağıtırlar.

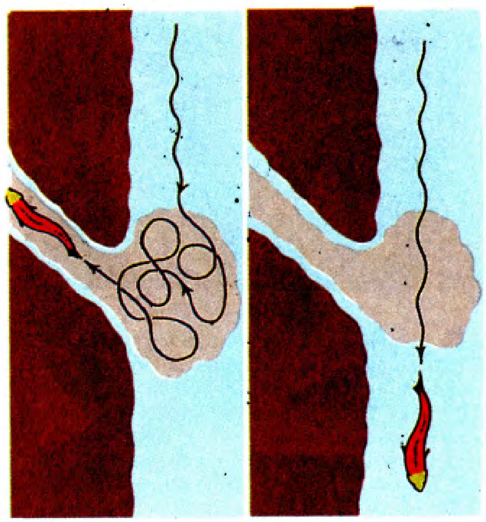
Evsahibi kuşların davranışı büyük bir olasılıkla yumurtaların kendisi üzerindeki kalıplaşmasından kaynaklanmaktadır. Yüzyılın son çeyreğinde yaşayan birçok tür, örneğin karabatak, kendi yumurtalarını o kadar iyi tanır ki aynı türe ait kuşların yumurtalarını görse bile bunları yuvasından atar. Yine benzer şekilde sarı asma kuşu (sarıcık) yumurtlaması tamamlanmadan *önce*, kendisine asalak olan bir çeşit sığırcık kuşunun yumurtalarını görürse onları kabul ve kalıpla-

nır. Ancak eğer kendi yumurtlaması tamamlanmışsa sığırcığın kalıplanması kesilir ve sarı asma kuşu bütün yabancı yumurtaları ortadan kaldırır.

Kuşların kendi türlerine özgü şarkıları öğrenmesi, doğuştan yönlendirilen öğrenmeye diğer bir örnektir ve çok iyi araştırılmıştır. Davis'deki California Üniversitesi'nden Peter Marler'in gösterdiği gibi ötücü kuşların çoğu sadece kendi türlerine ait şarkılarda bulunan belirli unsurları tanırlar; belli ki işitme sistemleri bu belirli özellikleri tespit edecek şekilde yapılanmıştır.

Hassas dönemde baba kuşun şarkısındaki belirli unsurları tanımak, yavruda ayrıntılı bir hatırlama programını tetikleyen sese dayalı başlatıcılar olarak iş görür. Yuvanın yakınında ötmekte olan bir kuş görmek de diğer bir başlatıcıdır; doğada, bu ikisi birarada meydana gelir. Sonuç olarak, beyaz başlı bir serçe yavrusu sadece beyaz başlı serçelerin şarkısını hatırlayacaktır. Hassas dönemde herhangi bir şarkı duymayan ya da sadece diğer türlere ait şarkılar duyan bir kuş, hiçbir şey öğrenmez ve daha sonra sadece doğuştan gelen bazı temel unsurları taşıyan bir şarkı söyleyebilir.

Günümüzde birçok diğer kapıllanma çeşitleri bilinmektedir. Örneğin, dişi ördekler doğduktan iki gün sonra, yuva yüksekliği üzerine kalıplanırlar ve sonradan kendi yuvalarını hangi yüksekliğe yapacaklarını buna göre ayarlarlar. Fareler doğdukları yerin belirli özelliklerine kalıplanırlar ve daha sonra ayrılıp kendi yuvasını yapacağı zaman benzer özellikler taşıyan bir yer seçer. Bu uyum sağlamaya dayalı bir davranıştır; çünkü burada hayvan kendisine hayatta kalma imkanı veren ortamlara benzer ortamları seçme eğilimi sayesinde yavrularının yaşamasını da garanti altına almaktadır. Som balığı büyük denizlere doğru yola çıktığı ilk gün dünyaya geldiği sığ akarsuyun kokusu üzerine imprint olur ve uzun yıllar sonra okyanustan tekrar bu sığ suya dönerken hafızasındaki koku ona yol gösterir (Şekil 38.29). Güvercinler henüz tüyü bitmemiş yavru iken kendi yuvalarının yeri konusunda kalıplanır ve yıllar boyu yüzlerce kilometre uzaktaki bir kafeste yaşadıktan sonra bile yuvalarına dönebilirler. Bu tip örnekler sınırsızca çoğaltılabilir. Eğer koşullar değişkenlik göstermiyorsa -yani çevre koşulları ve zamanlama uygun ve işe yarayacak başlatıcılar da gereksinmeden önce ortamda mevcutsa, öğrenme işlemini belirli doğrultulara yönlendirme konusunda doğuştan varolan yetenek, koşullara uyumu sağlayacaktır ve çok büyük bir olasılıkla evrimleşmeye yol açacaktır.



38.29 Morfolinle karşılaşılan som balıklarının izlediği yollar
Arthur D. Hasler ve arkadaşları Wisconsin Üniversitesi'nde yaptıkları (metnin içinde bahsedilmeyen) bir seri deney sonunda, som balığını laboratuarda morfolin denen bir kimyasal maddenin kokusu ile imprint ettiler. Sonra, ultrasonik bir cihaz yardımıyla bir yandan erişkin som balığını izlerken bir yandan da Michigan Gölü kıyıları boyunca morfolin dökmek için uygun bir sığ akarsu kolu arayarak güneye doğru yüzmeye başladılar. Resimde gri ile belirtilen bölgeye geldiklerinde buraya morfolin döktüler. Daha önce morfolin kokusuna imprint olan balık güneye göçetme işine burada son verdi ve daireler çizerek bu alanda yüzmeye başladı. Nihayet, morfolin kokan sığ su yoluna saptı (A). Önceden kimyasal maddeye imprint edilmemiş balıklar ise morfolin kokan bölgede duraksamadan yollarına devam ettiler (B).

KÜLTÜREL ÖĞRENME

Bizim türümüzü benzersiz kılan özellik, kişiden kişiye ve dölden döle bilgi aktarabilme yeteneğidir. Bu sayede yeni döller, önceleri geçerli olan, tehlikelerle dolu ve zaman tüketici deneme-yanılma uğraşlarından korunmuş olurlar. Yani bizim kültürümüz kümülatif özelliktedir; her döl yaşamını, bir öncekilerin birikimleri sayesinde sürdürür.

Diğer hayvanlar arasında da önceden bilinmeyen ve yararlı olan bilgileri dölden döle aktarma özelliği evrimleşmiştir. Bu bilgilerin bir kısmı, klasik uyum yoluyla, bir kısmı deneme-yanılma yoluyla, diğer bir kısmı da ikisinin birarada kullanılmasıyla edinilmiştir.

Yiyeceği öğrenme Beslenme konusunda özelleşmiş hayvanların çoğu (belirli sayıdaki madde ile sınırlanmış diyetle beslenenler) belirli yiyecekleri tanıyabilmek için doğuştan bazı mekanizmalara sahiptirler, halbuki özelleşmemiş olanlar yiyeceklerin tadı konusunda daha seçicidirler ve genellikle nelerin yenip nelerin yenmeyeceğini, bunları hangi işlemlerden geçirmenin daha iyi olduğunu anlamak için doğuştan gelen bir yönelim ve öğrenme yeteneği ile donanmışlardır.



38.30 Şempanzelerde kanatlı karınca avlama
Alet kullanma ve sosyal öğrenme, şempanze sosyal sisteminin temel unsurlarıdır. Burada bir erişkin, seçtiği ve budadığı bir çubuğu, adi karınca ya da kanatlı karınca avlamakta kullanmaktadır. Genç şempanzeler bu işlemi izleyerek, yiyeceğin nasıl elde edileceği hakkında kültürel bilgi edinirler.

En detaylı anlaşılmış örnekler, yaban tavuğu, orman tavuğu ve evcil tavuklar gibi yerde yaşayan kuşlardan elde edilmiştir. Eckhard Hess'in çalışması civcivlerin doğuştan, yiyeceğin büyüklüğü, şekli ve rengiyle ilgili, kuvvetli eğilim taşıdığını göstermiştir. Yine de doğal ortamda ana tavuk, yemleri gagalama, yerden toplama, yere düşürme, yavruların doğuştan tanıdığı yem yemeğe çağırma sesleri çıkarma gibi davranışlarla yavruları etkiler ve böylece onların dikkatini çekerek örneklediği şekilde yem gagalamalarına önayak olur.

Civcivler denemek suretiyle, hangi nesnelerin yiyecek olduğunu hangilerinin ise yenmeyeceğini kısa zamanda öğrenir. Ebeveyn tarafından sergilenen örnek hareketlerin neden olduğu eğilimin ne kadar güçlü olduğu bir deneyle ortaya kondu. Bu deneyde civcivlere turuncu ve yeşil renge boyanmış yemlerden oluşan bir karışım sunuldu, bu civcivler aynı zamanda saydam bir engelin diğer tarafından bir tavuğu gözlemlemektedir. Tavuk bu renklerden sadece biri ile boyalı yemleri yemektedir. Yemlerin her iki rengi de aynı derecede yenilebilir olmasına karşın civcivler kuvvetle yalnız tavuğun seçtiği renkteki yemleri yemeyi tercih ettiler.

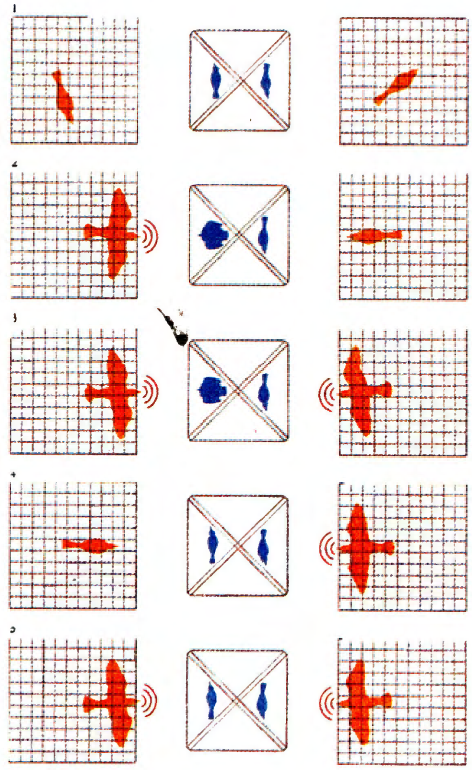
Bu tip deneyler, civcivlerin doğuştan belirli yiyecekleri tercih etmesinin yanısıra, ebeveynlerinin yiyecek-seçme davranışını kopya etmelerini sağlayan ve yine doğuştan varolan bir eğilim taşıdıklarını ortaya koydu; bu da sonuç olarak bilginin dölden döle aktarılması demekti. Hemen hemen aynı olay, çeşitli kuşlarda ve memelilerde görülür ayrıca primatlarda özel bir önemi vardır (Şekil 38.30). Bu, önceden bilinmeyen bazı yiyeceklerin, keşif yapan bireyler ve yardımcıları tarafından keşfedilmesine ve diyete dahil edilmesine imkan veren bir stratejidir.

Düşmanı tanıma Potansiyel düşmanlarını tanımak için birçok hayvan öğrenme ve kültürel aktarım yoluyla elde ettiği bilgileri kullanır. Bu fenomen dikkatle incelendiğinde en azından bazı durumlarda, öğrenme olayının doğuştan yönlendirildiği görülür. Örneğin kuşlar, genellikle iki tip tehlike ile karşılaşırlar: yumurtalara ve yavrulara saldıran karga, baykuş ve yılan gibi yuvaya saldıran hayvanlar ve atmaca ve kedi gibi erişkin bireyleri yakalayıp öldüren hayvanlar. Bu iki tip düşman karşısındaki davranış tamamen farklıdır: bölgede yuva yapan kuşların çoğu, yuvaya saldıran hayvanlara karşı saldırıya geçer; fakat aynı kuşlar, erişkin bireyleri hedef alan saldırganlar göründüğünde saklanır. Kuşlar herbir gruptan birkaç hayvanı doğuştan tanır; fakat düşmanlarının büyük çoğunluğunun kimler olduğunu sonradan öğrenmek zorundadır. Bu, yavrular doğrudan bir hayati tehlikeye maruz kalmadan gerçekleşir.

Almanya'da Ruhr Üniversitesi'nden Eberhard Curio, Avrupa karakuşlarıyla yaptığı zekice kurgulanmış bir seri deneyde, düşman tanımanın nasıl programlandığını keşfetti. Curio iki kafes içine karakuşları koyarak, kafesleri birbirini görecek şekilde karşılıklı bir koridora yerleştirdi. Sonra bu kafeslerin ortasına, dört bölümlü bir kutu yerleştirdi öyle ki herbir kafesteki kuş sadece kendi tarafındaki hayvanı görebiliyor, diğer bölümlerde ne olduğunu göremiyordu (Şekil 38.31). Curio, bir kafesteki kuşların gördüğü bölüme doldurulmuş bir baykuş, diğer kafesten görünen bölüme de zararsız ve pek tanınmayan bir kuş olan Avusturalya bal kuşunu koydu. Baykuşu gören kuşlar, hemen saldırı çığlıkları atmaya başladılar ve kafesin telleri arkasından doldurulmuş baykuşa saldırmaya çalıştılar. Karşı kafesteki kuşlar da karşılarında duran sadece bal kuşu (uyum sağlamamış karakuşlar bu kuşa aldırmaz) olduğu halde, diğerlerinin seslerinin ve davranışlarının saldırganlaştığını izleyince bal kuşuna saldırı davranışı sergilemeye başladılar (Şekil 38.31C). Bu kuşlar, bal kuşuna sal-

dırı davranışını başka kuşlara da aktarabildiler. Curio, bir kukla hayvana karşı sergilenen bu anlamsız düşmanlığın laboratuarda altı döl boyunca aktarıldığını gördü; üstelik bu kuşlar hiçbir şekilde incitilmemişti. Bu araştırmacı, bu kültürel bilgi aktarımı olayını, geçerli bir düşmanlık objesi olarak kullandığı bir deterjan kutusu ile de aynen tekrarladı.

Şu halde doğuştan tanınan saldırı çığlıklarının klasik uyum geliştirmede bir anahtar uyarısı olduğu açıkça görünmektedir: bir kuş, başka bir kuşun saldırı çığlığını duyduğu zaman bu seslerin yöneltildiği varlığı, kendisi de otomatikman düşman olarak beller. Diğer birçok hayvanda bu uyarı seslenişleri -örneğin fillerin boru sesini andıran haykırışı- aynı işlevi yerine getirir; tecrübeli olanlar tehlikeyi farkettiklerinde, yavrular bir zarara uğramadan önce onları tehlike hakkında bilgilendirir.

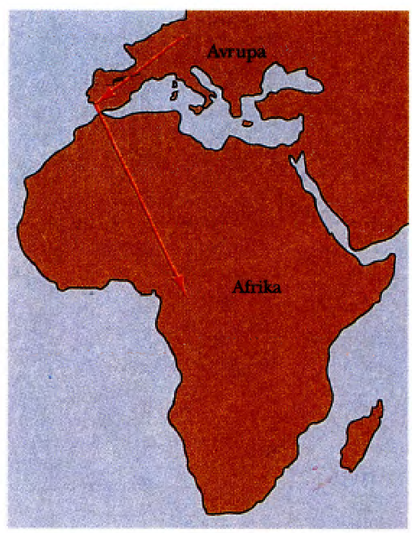


38.31 **Düşmanı öğrenme**
Kafeslere yerleştirilen kuşlara bölmeli bir kutuda bazı nesneler gösterilmekte. Her kafes kutudaki bölmelerin sadece kendine bakan tarafındaki objeyi görebilmekte. Doldurulmuş bal kuşları (1) kafesteki kuşlar tarafından herhangi bir tepkiye yol açmaz; fakat kuşların bir kısmına doldurulmuş baykuş gösterildiğinde bunlar saldırganlaşır (2), bu davranış diğer kafesteki sakin kuşların da bal kuşuna karşı saldırganlaşmasına yol açar (3). Bu son gruptaki kuşlar aynı düşmanca tepkiyi başka kafeslerdeki sakin kuşlara da nakledebilmektedir (4 ve 5).

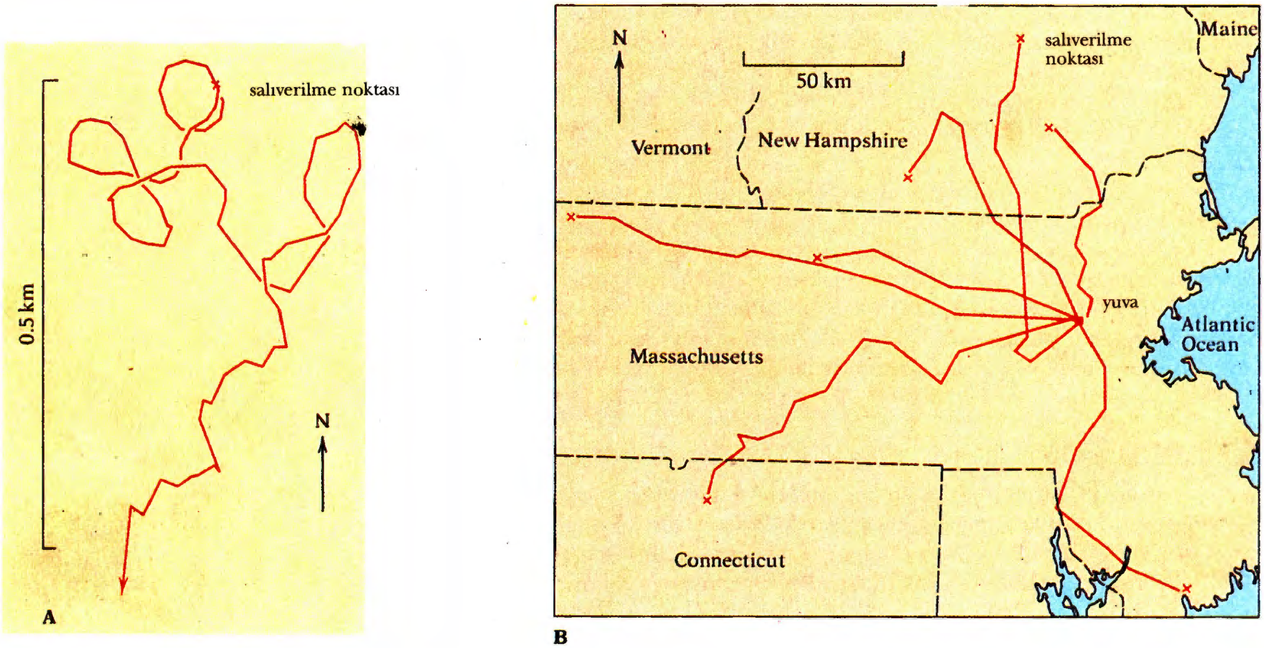
KUŞLARDA GÖÇ

İşaret uyarıları, motor programlar, içgüdüler ve doğuştan yönlendirilen öğrenme olgularının karşılıklı olarak birbiriyle etkileşimi sonunda ortaya çıkan bütün bu şaşırtıcı gelişmelerin belki de hiçbiri, akıl almaz mesafeleri hiç tanımadıkları diyarlar boyunca aşarak yollarını hatasız bir şekilde bulabilen bu hayvanların yaptığı iş kadar etkileyici değildir. Birbiriyle yakınlığı bulunmayan kelebek, su kaplumbağası, sinek kuşu gibi pek çok hayvan binlerce millik yolları katederek daha önce hiç gitmediği yerlere göçeder. Bunların yönlerini bulmadaki olağanüstü yetenekleri çeşitli karmaşık nörolojik ve fizyolojik sistemlerden doğmuştur ve bu sistemler üzerinde hala detaylı çalışmalar yürütülmektedir.

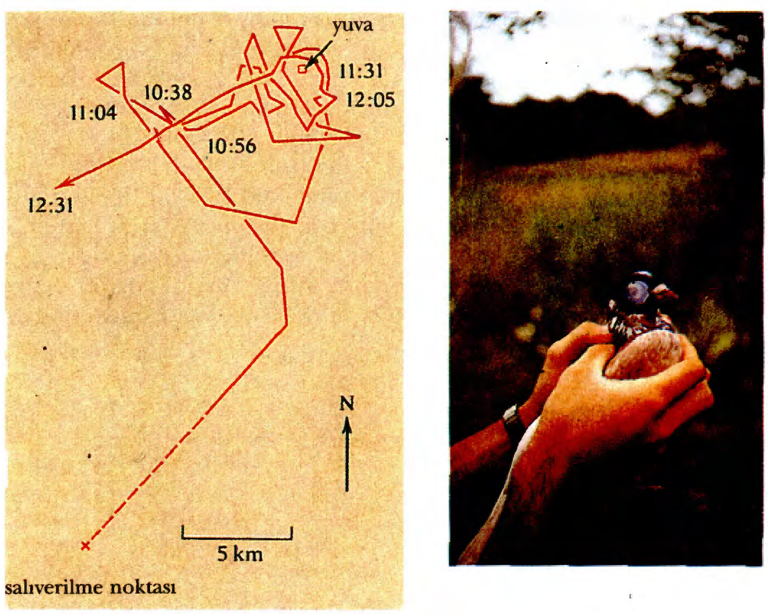
Kuşlar arasında, iki ayrı göç stratejisi saptanmıştır. İlkinde kuşlar belirli bir rotada uçmaya programlanmıştır. Frankfurt Üniversitesi'nden Wolfgang Wiltschko sonbaharda, bahçe ötleğenlerinin Almanya'nın kuzeyinden güneybatıya doğru birkaç hafta uçtuğunu (ya da, oriyentasyon kafesindeyse uçmaya çalıştığını) bundan sonra da birkaç hafta güneydoğuya uçtuğunu gösterdi. Harita üzerinden izlendiğinde bu rotanın onları İspanya üzerinden güneye, Cebelitarık Boğazı'nı geçtikten sonra da Afrika'da kışı geçirdikleri topraklara ulaştırdığı görülür (Şekil 38.32). Swarthmore Yüksek Okulu'ndan Timothy ve Janet Williams, Kuzey Amerika'da birçok küçük kuşun Doğu Sahilleri'ne göçettikten sonra orada alçak-basınç cephesinin oluşmasını beklediğini ve sonra güney doğuya uçtuklarını keşfetti. Bu rotanın izlenmesi sonucunda kuşlar kendilerini Güney Amerika'ya taşıyacak rüzgarları yakalıyorlardı öyle ki rüzgarlarda bir değişiklik bu kuşların milyonlarcasının denizde telef olması anlamına geliyordu.



38.32 **Ötleğen göçü**
Bazı Avrupa bahçe ötleğenleri kışı geçirecekleri topraklara ulaşmak için iki aşamada tamamlanan bir göç yolculuğu yaparlar. Ötleğenler, bu iki uçuşun hangi yöne doğru ve ne kadar mesafe ile yapılacağını doğuştan bilirler.



38.33 Güvercinin yuvasını bulması
(A) Güvercinler genellikle yuvayı bulma yolculuğuna başlarken salıverildiği noktada önce daireler çizer; fakat sonra süratle, çapraşık da olsa yuvasına giden bir rota belirler. (B) Gerçekte izlenen rota nadiren düzgün ve doğrusaldır, bu nedenle de zaman zaman rotanın düzeltilmesini sağlamak için yeni harita ölçümlerinin yapılması gerekir.



38.34 Şekilleri göremeyen bir güvercinin yuvaya uçuşu
Yuvalarının bulunduğu alana giren güvercinler, onun tam yerini bulabilmek için bazı görsel ipuçları kullanır. Gözlerine yarı geçirgen lensler takılan kuşlar (sağda) şekilleri göremez; fakat yine de yuvalarının civarında olduklarını bilirler ve onun etrafında geniş daireler çizerler. Şekilde böyle bir kuşun uçuş rotasını gösteren bir şema sunulmuştur (sol) ; bu bulgular,birkaç kilometrelik bir alanda hatasız iş gören bir harita duyusunun varlığını ortaya koymuştur.

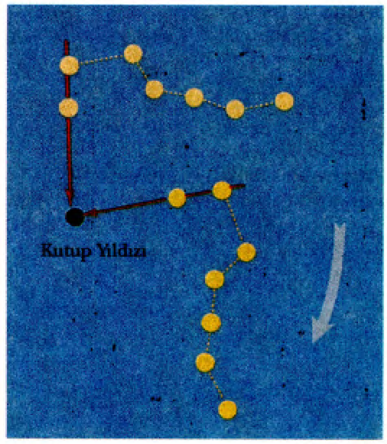
Bu menzil belirleme ve zamanlama stratejisi, hedef bir kıta olduğu zaman yeterince iyi işler; fakat hedef küçüldükçe güçlükle işe yarar. Birçok göçmen hayvan ilk defa bulundukları yerlerde bile, tam nerede olduklarını net olarak bilmek zorundadırlar. Bu gereksinmeyi karşılayan, gizemli; fakat son derece gerçek bir yetenek olan ***harita duyusu*** yeteneğidir; burada karşımıza çıkan, bölgenin mantıklı bir haritasından çok daha farklı birşeydir. Harita duyusuna sahip bir hayvan enlemlerin ve boylamların her zaman farkındaymış gibi davranır. Hayvanlardaki harita duyusu, modern biyolojideki en esrarengiz ve ilgi çekici konulardan biridir.

Göçmen kuşların birçoğunda harita duyusu bulunmasına karşın, yılda iki kez gerçekleştirdikleri yolculuk tekrarlandıkça geride çok istek bırakır. Bu nedenle bir çok araştırmacı posta güvercinleriyle çalışmayı tercih eder. İyi bir posta güvercini yuvasından alınıp tamamen karanlıkta (hatta anestezi altında) yüzlerce hatta binlerce kilometre uzağa götürüldükten sonra bile, salıverildiğinde havada kısaca birkaç daire çizdikten sonra yuvasının hangi yönde olduğunu kabaca belirler ve oraya doğru uçar (Şekil 38.33). Posta güvercinlerinin hem menzil belirleme duyusu hem de harita duyusu vardır.

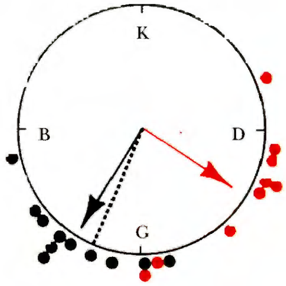
Harita duyusu hakkında elde pek az kesinleşmiş bilgi mevcuttur, yine de bu bilgi harita duyusunun şaşırtıcı bir şekilde kesin ve net olduğunu gösterir. Bu verileri ilk elde eden iki araştırmacı Göttingen Üniversitesi'nden Klaus Schmidt-Koenig ve şu anda Cornell Üniversitesi'nde olan Charles Walcott'dur. Bu araştırmacılar, salıvermeden önce güvercinlerin gözlerine cisimlerin şekillerini görmelerini engelleyen yarı geçirgen lensler taktılar. Bu kuşlar birkaç kilometre uzakta olmalarına karşın yuvalarına dönmeyi başardılar (Şekil 38.34). Bazı araştırıcılar harita duyusunun temelde kokuya dayalı işaretlere dayandığına inanmakta, bazıları da burada manyetik uyarıların etken olduğunu öne sürmektedir. Aslında bu hipotezlerin ikisi de yeterince doyurucu değildir.

Güvercinlerde ve göçmen kuşlarda menzil belirleme duyusu günümüzde oldukça iyi anlaşılmıştır. Birçok böcekler gibi güvercinler ve diğer diurnal (bir günlük döngüye tabi) hayvanlar için güneşin pozisyonu standart bir belirteçtir. Elbette güneşin pozisyonu günün hangi saati olduğuna göre değişiklik gösterir; ancak kuşlar içsel bir zaman duyusuna sahip görünürler ve güneşin sabahtan akşama kadar batıya doğru hareket halinde olması onları yanıltmaz. Benzer şekilde nokturnal (geceleri dolaşan) hayvanlar göç yollarını belirlemek için, sonradan öğrendikleri yıldız kümeleri görüntülerini kullanırlar. Kuşların göçünde güneşin ve yıldızların rolü yapay bir gökyüzü altına yerleştirilen kafeslerde tutulan kuşların davranışı ile gösterilmiştir: göç mevsimi geldiğinde bu kuşlar doğada serbest olan benzerlerinin uçtuğu yöne doğru kafesten kaçmak için çok istekli bir çaba içine girerler. Aniden hayvanlara yapay güneş ya da yapay yıldızlarla donatılmış bir gökyüzü sunulduğunda kuşlar uçmak için esaslı çaba harcadıklar yönü derhal değiştirirler.

Cornell Üniversitesinden Steven T. Emlen'in deneyleri göçeden nokturnal hayvanların, henüz yuvadan ayrılamayacak kadar küçük yavrular olduğu zamanlarda, gece gökyüzünde diğer bütün yıldızların etrafında döndüğü bir referans noktası gibi görünen Kuzey Yıldızı'nı kullanarak takım yıldızları hafızalarına aldıklarını ortaya koymuştur. Bunun sonucu olarak, bu kuşlar küçük bir gökyüzü parçası görseler bile hangi tarafın kuzey olduğunu bulabilirler (Şekil 38.35). Bu deneyde kuşlar, keyfi olarak seçilen bir menzil mesafesine göre yerleri değiştirilen ve bir kutup etrafında döndürülen yapay bir gökyüzü altında büyütüldüler. Hafızalarına gördüklerini kaydettikleri kritik dönem olan büyüme dönemi süresince kendilerine yapay yıl-

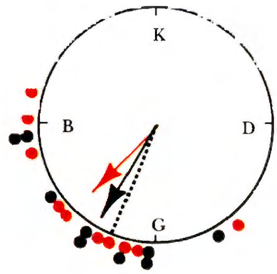


38.35 Yıldız kümelerinin durumuna göre kuzey doğru olan yönün nasıl belirlendiğini gösteren bir örnek
Büyük ayının (Ursa Major) çanak kısmının ucundaki iki yıldız boyunca çizilen kırmızı oklar Kutup Yıldızı'nı göstermektedir. Takım yıldızın pozisyonu gece boyunca değişmekle birlikte, aynı yıldızlar her zaman Kutup Yıldızı'nı işaret eden bir ok gibi işlev görürler; bu sayede yönler, zamandaki değişimden etkilenmeksizin belirlenebilir. Birçok farklı yıldız kümesi bu şekilde yön bulmakta kullanılabilir.



38.36 Güneşli bir günde posta güvercinleri tarafından seçilen başlangıç noktaları üzerinde altı-saat-ileride giden bir zaman kaymasının etkisi
Herbir nokta bir kuşun seçtiği başlangıç yerini göstermektedir; siyah noktalar kontrol kuşlarına, renkli noktalar ise deney kuşlarına karşılıktır. Kesikli çizgi yuvanın bulunduğu doğru yönü belirtmektedir. Oklar herbir grup için ortalama başlangıç yerlerini (ortalama yön) göstermekte. Herbir okun uzunluğu noktaların kümeleşme derecesi ile orantılıdır: eğer bütün kuşlar aynı yöne uçsalardı okun ucu çembere değmiş olacaktı; eğer gidiş yönleri geniş bir alana dağılmış olsaydı ok çok kısa olacaktı. Bu deneyde, zamanı kaydırılmış kuşların (renkli ok) başlangıç noktalarının ortalaması, kontrol kuşların (siyah ok) başlangıç noktası ortalamasının 90 derece solunda yer aldı. Deney grubundaki kuşların zamanı çeyrek gün kadar kaydırıldığında, bunların güneş pusulasını okumakta çemberin çeyreğine denk gelecek şekilde hata yaptıkları görüldü.

38.37 Tamamen karartılmış bir günde posta güvercinleri tarafından seçilen başlangıç noktaları üzerinde altı-saat-ileride giden bir zaman kaymasının etkisi
Güneşin görünmediği koşullarda, deney grubu kuşlarının (renkli noktalar), seçtiği başlangıç noktaları kontrol grubu kuşlarının (siyah noktalar) başlangıç noktalarından anlamlı bir fark göstermez; güneşli günlerdeki başlangıç noktalarında görülen 90 derecelik sapma (Şekil 38.36 ile karşılaştırınız) burada meydana gelmez. Güneş pusulası olmadığı zamanlarda kuşların zamanın telafisine gerek bırakmayan farklı bazı sistemler tarafından yönlendirildiği anlaşılmıştır.



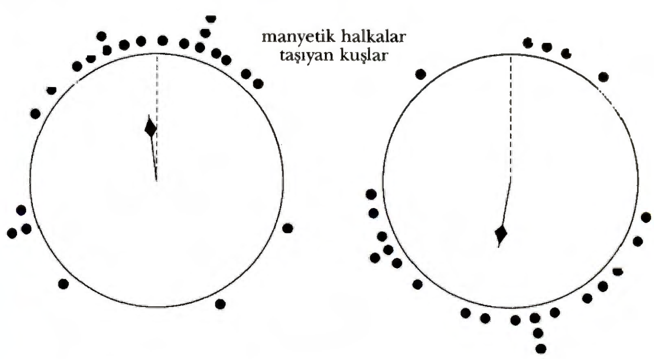
dız kümeleri görüntüsü sunulan bu kuşlar, göç zamanı geldiğinde, gözlemledikleri yıldız kümelerine uygun bir yöne göçetmeye programlanırlar.

Posta güvercinleri güneş pusulası kullandıklarını aynı derecede çarpıcı bir yolla gösterdiler. Güneşin yönünü hatasız yorumlama özelliği, bu kuşlarda, gündüz-gece döngüsünün değiştirilmesine duyarlı olan içsel bir zamanlayıcının varlığına dayanır. Örneğin, ışıkları altı saat erken yakılan ve erken kapatılan -geceyarısında yakılan ve öğle üzeri söndürülen-bir odada tutulan güvercin, güneşin pozisyonunu buna bağlı olarak yanlış yorumlayacaktır.

Böyle bir kuş gerçek öğle saatinde salıverilirse, içsel saati, zamanı öğleden sonra 6 olarak okur. Güneşi güneyde görür; fakat zaman kaymasına uğradığı için güneşin pozisyonunun batıyı gösterdiği yorumunu yapar. Bu nedenden eğer yuvası güneyde ise kuş, güneşin 90 derece sol tarafına doğru uçar; güneye doğru uçtuğunu sanır; ama doğuya yönelir (Şekil 38.37)

Fakat güvercinler sürekli karanlıkta da yuvalarının yolunu bulabilirler. Eğer onlara yön gösteren güneş ise güneşin görünmediği durumlarda kuşlara yol gösteren nedir? Cornell Üniversitesi'nden William T. Keeton, bu soruyu yanıtlandırabilmek için, hem normal güvercinleri hem de zaman kaymasına uğratılmış güvercinleri bulutlu bir günde salıverdi (Şekil 38.37). Sonuçlar açık seçik ve çarpıcıydı: güvercinler karanlıkta da yuvalarına dönmeyi başardılar, bu onların zamana bağımlı olmayan başka bir faktör tarafından yönlendirilmesi anlamına geliyordu; çünkü zaman kaymasına uğratılmış kuşların





B Manyetik halkalar inaktif

C Manyetik halkalar aktif

38.38 Güvercinlerin yön bulmasında manyetik halkaların etkisi
Sürekli karanlık günlerde aktif manyetik halka takılmış kuşlar (A), bu halkalar kafalarında yeryüzünün manyetik alanının yönünü değiştirdiği için yuvalarının aksi yöne doğru uçmuşlardır (C) buna karşılık inaktif halka taşıyanlar normal davranmıştır (B). Güneşli günlerde ise hiçbir etki saptanmamıştır.

yolculuğa başlama noktaları değişiklik göstermedi. Aşikar bir şekilde ortaya çıkan sonuç, güvercinlerde bir yedek sistem bulunduğu idi ve Keeton bu ikinci pusulanın manyetik olabileceğini düşündü.

Güvercinlerin manyetik pusula kullandığını açık bir şekilde gösteren Walcott oldu. Bu araştırıcı kuşların başlarına ince telden halkalar yerleştirdi. Bir pil yardımıyla bu halkalardan akım geçirerek kuşların kafasındaki alan duygusunu tersine çevirdi. Bulutlu günlerde, pilleri halkalara bağlanmayan kuşlar normal olarak yuvalarına yönelirken halkalarından akım geçirilen bu kuşlar yuvalarının aksi yöne doğru gittiler (Şekil 38.38). Güneşli günlerde halkaların herhangi bir etkisi saptanmadı.

Hayvanlarda davranışın fizyolojik ve nöral temelleri, değişik disiplinlerin ilgi alanına giren göz kamaştırıcı araştırma konularıdır. Doğadaki olağanüstü çeşitliliği yaratan türler arasındaki etkileşimleri ve sosyal davranış kalıplarını ortaya çıkaran davranış evrimini şekillendiren ekolojik faktörleri anlamaya çalışmak, bilinmeyen bağlantıları kurmamızı sağlayan ve eşit oranda da ödüllendiren uğraştır. VI. bölümde, davranışın ekolojik temelleri üzerinde açıklamalar devam edecektir.

ÇALIŞMA SORULARI

1. Kuryapma sırasında türün ve eyeşin tanınması için heterojen toplanmaya karşı alternatif bir strateji olarak ardışık terketmelerin yarar ve zarar dengesi bakımından karşılaştırınız ve tartışınız.
2. Göçmen kuşlar için yıllık ritmler olmasının avantajları neler olabilir?
3. Pavlov, yaptığı deneyde nötr uyarıcının besinin görülmesi (bazı durumlarda et tozu) olduğuna inanıyordu. Sizce de bu böyle midir? Eğer böyle değilse aslında ne olmaktadır ve bu durum normal uyarımların potansiyel gücü hakkında ne gibi bilgi verir?
4. Ördek yavrularında anne basılanması vardır; baba yuva yapımı ve inkübasyona yardım ettikten sonra ve kuluçkadan hemen önce yuvayı terkeder. Herhangi bir olası eşeysel basılanma durumunda, (erkek ve dişi yavrular arasında, bu ne gibi bir anlam ifade eder? Lab. koşullarında basılanma objesi olarak bir erkek modeli kullanılır. Bu basılanma deneyini söz konusu dişi ve erkek yavruların gelecekte üreme davranışını nasıl etkileyebilir?
5. Metin içerisinde birçok hayvan türünün karakuş (blackbird = ardıçkuşu) sistemini kullanarak düşmanları hakkında bilgi edindiği ifade edilmiştir. Açık hayvanat bahçelerinde bulunan hayvan türlerinin insanlardan daha az korkmasını sağlamak için neler yapılabilir?

BÖLÜM İLE İLGİLİ KAVRAMLAR

- İçgüdü kavramı
- Uyarımlar
  - Tanımlamalar
  - Doğuştan gelen uyum mekanizması
  - Sinirsel etkileşimler
- Motor programlar
  - Kalıplaşmış özellikler
  - Olgunlaşma
  - Davranışsal organizasyon
  - Öğrenme
- Bisiklet sürücüsü hareketi
  - Davranış modülasyonu için gerekenler
  - Sirkadien ve daha uzun periyotlu modulasyonlar
- Hayvan iletişimi
  - Eşey bulmadaki rolü
  - Belirli bir sekansta ve simultane yapılan hareketler
  - Grup halinde yaşayan hayvanlar
- Öğrenme
  - Sonradan öğrenilen ve doğuştan gelen bilgilerin yararları
  - Normal bulgu uyarımları
  - Öğrenme diası seçici öğrenmenin uyumsal değeri
  - Basılanma
- Yer değiştirme
  - Yer değiştirmenin gerekliliği
  - Harekete geçiren ve kalibre eden faktörler

ÖNERİLEN KAYNAKLAR

BENNET-CLARK, H.C., and A. W. EWING, 1970. The love song of the fruit fly, *Scientific American* 223 (1). (Offprint 1183) *A study of the communication system of* Drosophila *in which males signal by means of species-specific patterns of sound bursts.*

BENTLEY, D., and R. R. HOY, 1974. The neurobiology of cricket song. *Scientific American* 231 (2). (Offprint 1302) *An examination of the maturation of a neural circuit, and its genetic basis.*

DILGER, W. C., 1962. The behavior of lovebirds, *Scientific American* 206 (1). (Offprint 1049) *A comparative study of the courtship and nest-building behavior of several species of lovebirds and their hybrids. This classic study offers many insights into the evolution of behavior.*

EMLEN, S. T., 1975. The stellar-orientation system of a migratory bird, *Scientific American* 233 (2). (Offprint 1327) *Summarizes elegant planetarium experiments on the star-compass strategy of avian navigation.*

EWERT, J-P., 1974. The neural basis of visually guided behavior, *Scientific American* 230 (3). (Offprint 1293) *How toads recognize and capture prey.*

GOULD, J. L., 1982. *Ethology: The Mechanisms and Evolution of Behavior.* W. W. Norton, New York. *An introductory textbook on animal behavior.*

GOULD, J. L., and C. G. GOULD, 1988. *The Honey Bee.* Scientific American Books, New York. *Clear, well-illustrated descriptions of the sensory world, communication, navigation, and learning of this remarkable insect.*

GOULD, J. L., and P. MARLER, 1987. Learning by instinct, *Scientific American* 256 (1). *On innately guided learning.*

GWINNER, E., 1986. Internal rhythms in bird migration, *Scientific American* 254 (4). *On the role of annual rhythms and internal timers in guiding warbler migration.*

HAILMAN, J. P., 1969. How an instinct is "learned," *Scientific American* 221 (6). (Offprint 1165) *The classic reappraisal of how gull chicks know what to peck at and learn to recognize their parents.*

HASLER, A.D., A. T. SCHOLZ, and R. M. HORRALL, 1978. Olfactory imprinting and homing in salmon, *American Scientist* 66, 347–55.

HESS, E. H., 1958. "Imprinting" in animals, *Scientific American* 198 (3). (Offprint 416)

HESS, E. H., 1972. "Imprinting" in a natural laboratory, *Scientific American* 227 (2). (Offprint 546)

KEETON, W. T., 1974. The mystery of pigeon homing, *Scientific American* 231 (6). (Offprint 1311)

LORENZ, K. Z., 1952. *King Solomon's Ring.* Crowell, New York. *Delightful accounts of animal behavior by the father of modern ethology.**

ROEDER, K. D., 1954. Moths and ultrasound, *Scientific American* 212 (4). (Offprint 1009) *How moths detect and evade bats.*

SMITH, N. G., 1967. Visual isolation in gulls, *Scientific American* 217 (4). (Offprint 1084) *The role of eye color in imprinting in gulls.*

TINBERGEN, N., 1952. The curious behavior of the stickleback, *Scientific American* 187 (6). (Offprint 414)

WILLIAMS, T. C., and J. M. WILLIAMS, 1978. Oceanic mass migration of land birds, *Scientific American* 239 (4). (Offprint 1411) *How small songbirds get to their wintering ranges in South America by flying out over the Atlantic.*

WILSON, E. O., 1963. Pheromones, *Scientific American* 208 (5). (Offprint 157)

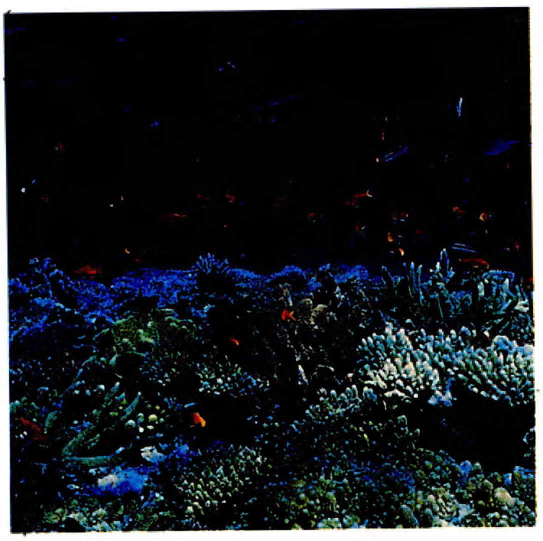
*Available in paperback.





KISIM VI

EKOLOJİ

Kısım VI

Kısımla ilgili başlangıç fotoğrafları

(1) Taş pengueni Falkland Adalarının taşlık kıyılarında bulunur. Birçok bitki ve hayvan türünün bireyleri tesadüfi dağılımlardan çok değişik nedenlerle bir araya gelme eğilimi gösterirler.

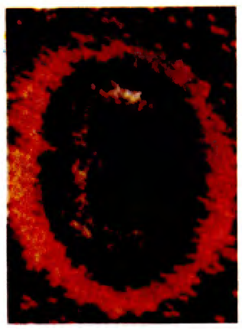
(2) Tipik bir besin zincirinin üç tropik seviyesi bir tütün boynuzlu tırtılını yakalayan sarı kuşaklı eşekarısını içeren fotoğrafta gösterilmiştir. İkinci tüketici (eşekarısı) birincil tüketiciye (tırtıla) saldırıyor; bu sonuncu da üretici (bitki) üzerinden beslenir. Besin zincirinin çoğu dört ya da beş tropik seviyeden daha fazla olmaz.

(3) Mercan resifleri, Fiji Adalarının kenarlarına toplanmıştır. En çok yaşam formu mercan polipleridir. Bu kısım mercanların taşlaşmış tabanı üzerinde yaşayan canlı kısımlardır. Tropik mercanlar dünya üzerindeki çeşitlenmiş ekolojik kommüniteleri ve çoğunluk kararlı yaşam ortamlarını oluşturur. Yer yer insan müdahalesi ve biyosferdeki insan etkisi ile bu yapılar etkilenmektedir.

(4) Likenler, yosunlar, eğreltiler ve otlar (çimenler) yanardağ işlevleri ile oluşan çıplak kayaçları kaplayan ilk bitkilerdir. Yeni toprak tabakaları bu şekildeki öncü organizmalar ile oluşmaya başlar ve daha sonra süksesiyonal evreler gelir. Fotoğraf, Hawaii'deki yakın bir zamanda oluşan lav akıntısının üzerinde büyüyen bitkileri göstermektedir.

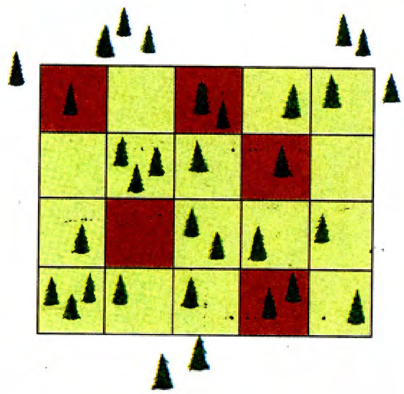
Bölüm **39**

POPULASYON VE KOMMÜNİTE EKOLOJİSİ

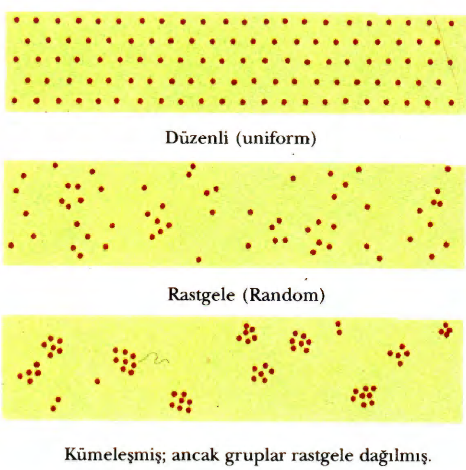


koloji, genellikle organizmaların birbirleriyle ve çevreleriyle olan karşılıklı ilişkilerinin incelenmesi olarak tanımlanır. Burada çok geniş bir anlamda verilen "Çevre", herhangi bir şekilde organizma üzerinde etkili olan, organizma dışındaki her şeyi kapsar. Sadece ışık, sıcaklık, yağış, nem ve topoğrafyayı değil, parazitleri, predatörleri, eşleri ve rakipleri de içerir. Onun ayrılmaz bir parçası olmayıp, belirli bir organizmayı etkileyen her şey, o organizmanın çevresinin bir parçasıdır.

Yaşam, bir çok farklı organizasyon basamağı ile karakterize edilir. Bu kitabın büyük bir kısmı, moleküler, hücresel, doku, organ ya da birey düzeylerindeki yaşamla ilgilidir. Birey olarak organizmaların çevreleriyle nasıl etkileştiklerini anlayabilmek için ekoloji, bu düzeylerin birçoğundaki olaylarla ilgilenmektedir. – Örneğin; enzim ve organ sistemleri bireylerin, potansiyel olarak uygun habitatlarda dağılım yollarını nasıl etkilemektedir? Organizmanın biyokimyası ya da genel fizyolojisi ve çevresi arasındaki karşılıklı ilişki, **eko-fizyoloji olarak** adlandırılır. Ekoloji, aynı zamanda, yüksek organizasyon basamakları ile de ilgilenir, aynı türe ait bireylerin oluşturduğu topluluk olan **populasyonlar;** bir alanda yaşayan tüm populasyonların oluşturduğu birlik olan **kommüniteler**; kommünitelerin ve fiziksel ortamlarının birlikte düşünülmesi ile oluşan **ekosistemler**. Bu tanımlamaların her biri küçük lokal topluluklara ya da geniş yayılma gösteren gruplara uygulanabilir. Böylece, izole bir orman alanındaki **sycamore** ağaçları, bir populasyon olarak sayılabileceği gibi, doğu Amerika'daki bütün **sycamore** ağaçları da bir populasyon sayılabilir. Ben-



39.1 Kuadrat örnekleme yöntemi
Çalışma alanı yatay ve dikey hatlarla işaretlenir ve kare örneklemeleriyle sayımlar yapılır. Sonuçlar, tüm çalışma alanındaki populasyonun tahminidir. Burada (kahverengi) örneklenen 5 kare, 6 ağaç içermektedir, o halde, 20 karelik tüm bölünen alan, yaklaşık 24 ağaç içerecektir. Bu örnekte, karelerin seçimi rasgele olmuştur; fakat bazı durumlarda, çalışma alanında belirli değişimler (yükseltiler, çukurlar) olduğunda, diğer örnekleme çeşitleri daha uygun olabilir.



39.2 Düzenli (uniform), Rastgele (random) ve kümeli dağılım

zer şekilde, küçük bir göl, içinde barınanlar için bir kommünite ya da, içinde göl bulunan orman, bir ekosistem olarak düşünülebilir.

Çeşitli ekosistemler, biyolojik, kimyasal ve fiziksel süreçlerle birbirlerine bağlıdır. Enerji, gaz, inorganik kimyasallar ve organik bileşiklerin girdileri ve çıktıları, rüzgar ve yağış gibi meteorolojik faktörler, akarsu ve yerçekimi gibi jeolojik olaylar, hayvan hareketleri, polen ve tohumların yarılmaları gibi biyolojik faktörlerle ekosistem sınırlarını geçebilirler. Böyle düşünüldüğünde, tüm dünya başlıbaşına, içinde hiçbir yerin diğerlerinden tamamen izole olmadığı, gerçek bir ekosistemdir. Bu küresel ekosistem genelde biyosfer olarak adlandırılır.

Biyosfer tüm canlı organizmaları ve çevrelerini kapsar. Dünya çevresinde, deniz yüzeyinden birkaç kilometre aşağı ve yukarı yayılan, nisbeten ince bir kabuk oluşturur. Enerji hariç, kendi kendine yeterlidir. Su, oksijen, besleyiciler gibi yaşam için gerekli diğer tüm gereksinimler, sistem içinde önceden var olan maddelerin kullanımı ve döngüsü ile sağlanır.

YAPI VE FONKSİYON BİRİMLERİ OLARAK POPULASYONLAR

Ekoloji ile ilgili incelememize, Bölüm 18'de değindiğimiz, aynı türe ya da türün aynı lokal alt bölümüne bağlı bireyler topluluğu olan populasyonlar düzeyinde yoğunlaşarak başlayacağız. Populasyon dinamikleri ve onların düzenlenmesine yardımcı olan çevresel faktörler üzerinde duracağız.

POPULASYON BÜYÜKLÜĞÜ, YOĞUNLUĞU VE DAĞILIMI

Ekologlar, bazen bir populasyondaki bireylerin sayısını bilmek gereksinimi duyarlar. Örneğin, nesli tehlikede olan türler düşünüldüğünde, kendini sürdürebilen populasyon büyüklüğü, uygun yönetim planlarının tasarlanmasında yaşamsal önem taşır. Bu nedenle koruma yetkililerinin, dünya üzerinde kaç turna kuşu ya da mavi balinanın yaşadığına ilişkin gerçekçi rakamlara (ya da en azından iyi bir tahmine) sahip olmaları gerekir.

Fakat, ekologları asıl ilgilendiren, bir türün yaşayan bireylerinin toplam sayısı değil, bir bölgedeki populasyonun yoğunluğu ile birim alan ya da hacimdeki bireylerin sayısıdır (örneğin hektar başına 50 çam ağacı ya da bir litre sudaki 5000 diyatom gibi). Bazı durumlarda, özellikle bir populasyondaki bireylerin boyutları çok değişken olduğunda, ekologlar, birim alan ya da hacim başına düşen tüm bireylerin toplam ağırlığı ya da kalori olarak onun enerji eşitliği olan biyokütleyi kullanırlar ki, bu, ekosistemde populasyonların önemini vurgulayan yararlı bir indekstir.

Populasyon büyüklüğü ve yoğunluğunun belirlenmesi Populasyon parametrelerinin ölçülmesi her zaman basit olmayıp, farklı yöntemler çok değişken sonuçlar verebilir. Çalışılan alanda, toplam sayımları yapmak, sayılacak organizmalar büyük ya da belirgin olduğunda ve aşırı bol olmadıklarında iyi sonuç verir. Sınırlı sayıdaki küçük örnekleme alanlarını (kuadratları) saymak ve daha sonra bunlardan tüm çalışma alanı için sayıyı ve yoğunluğu hesaplamak, diğer bir seçenektir (Şek. 39.1). Populasyon yoğunluğunu belirlerken büyük hatalar-

dan sakınmak için, örnek alanların mümkün olduğunca tüm çalışma alanını temsil etmesi gerekir.

Populasyon büyüklüğünün tahmininde kullanılan diğer bir yöntem, işaretleme ve tekrar yakalama tekniğidir. Burada, sınırlı sayıda birey rastgele yakalanır (örneğin 20 diyelim); bir etiket, boya ya da uygun aletlerle işaretlenerek aynı populasyon içine tekrar salınır. Bir zaman sonra, populasyondan rastgele ikinci grup hayvan yakalanır ve işaretli bireylerin yüzdesi belirlenir; eğer bu gruptaki hayvanların %10'u işaretli ise, araştırıcı, orjinal 20 işaretli bireyin çalışma alanındaki populasyonun %10'unu temsil ettiği sonucuna ve buna bağlı olarak toplam populasyonun yaklaşık 200 olduğu sonucuna varabilir.

Alan Yaratma Herhangi bir alandaki, bir populasyonun bireyleri, düzenli bir dağılımdan, rastgele dağılıma ya da bireylerin gruplar ya da kümeler halinde bulunduğu bir dağılıma uzanan bir spektrum boyunca çeşitli dağılım biçimleri gösterirler (Şek. 39.2). Düzenli dağılım, yaygın değildir. Çevresel koşulların alanın her yerinde çok düzenli olduğu ve ayrıca, bireyler arasında yoğun rekabet ya da antagonizmin olduğu yerlerde görülür. Örneğin, kreozot çalıları genelde bir çölde hemen hemen düzenli bir dağılım gösterir; çünkü, her bir çalı kökü, çalı tabanındaki dairesel bir zonda, fidelerin çimlenmesini önleyen toksik maddeler salar. Birçok hayvan türü de, yaşam alanlarına sınırlar koyup onları savunarak, hemen hemen düzenli bir dağılım yaratabilir (Şek. 39.3).

Tesadüfe bağlı (rastgele) dağılım da nisbeten nadir görülür. Çevre koşullarının tek düze olduğu, bireyler arasında yoğun rekabet ya da antogonizmin olmadığı ve bunun ötesinde bireylerde biraraya toplanma eğiliminin olmadığı durumlarda raslanır. Bu üç koşulun aynı anda biraraya gelme şansı zayıf olduğundan, ekologlar, genelde, kullanabilecekleri örnekleme yöntemlerini ve istatistiksel testleri zorlaştıran rastgele olmayan dağılımla çalışırlar. Bununla birlikte, rastgele dağılımlar, düzenli ya da küme biçimde dağılım sapmalarının ölçülebildiği, yararlı bir referans noktası sağlarlar.

Küme oluşturma ya da biraraya toplanma, doğada hem bitkiler hem de hayvanlar için, aşağıdaki nedenlerden ötürü en sık raslanan yayılış şeklidir.

1. Çevre koşulları, nisbeten küçük bir alanda bile tek düze değildir. Toprakta, topoğrafyada, diğer türlerin dağılımında, sıcaklık ve ışık gibi mikroklimatik faktörlerdeki değişiklikler, alan içinde önemli habitat farklılıkları oluşturabilirler. Organizmaların bu koşulların en uygun olduğu noktalarda bulunma eğiliminde olacakları açıktır.

2. Üreme şekilleri sıklıkla kümeleşmeyi uygun hale getirir. Bu, özellikle vejetatif olarak eşeysiz üreyen bitkilerde ve gençleri ebeveynlerin yanında kalan hayvanlar için geçerlidir.

3. Hayvanlar genelde, serbest gruplarda ya da çeşitli hayvan sürüleri gibi daha organize kolonilerde aktif toplanmaya yönelik davranış şekilleri sergilerler (Şek. 39.4).

Kümeli bir dağılım, besleyiciler, besin, alan ya da ışık için rekabeti arttırabilir; ancak bu zararlı etki yararlı bazı sonuçlarla bastırılır. Örneğin, **Great Plain**'de bir çalılıkta birarada yetişen ağaçlar, besleyiciler ve ışık için, geniş yayılım göstermiş oldukları durumdan daha yoğun bir şekilde rekabet edebilirler; ama, birbirlerini koruduklarını-

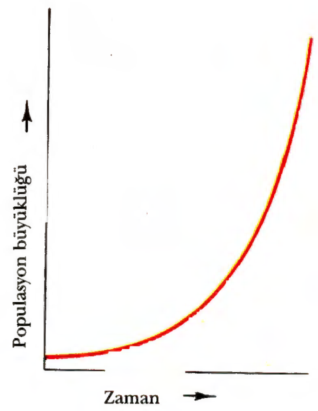


39.3 Erkek renkli levreklerin yaşam yerleri
Siyah tilapis olarak bilinen bu renkli levrekler, akarsuların tabanında, açıkça belirlenmiş beslenme alanları kurarlar. Fotoğrafta, yapay bir ortamın kumlu tabanında beslenme alanı görülmektedir. Her iki durumda da, sonuç, bireylerin nadir görülen, düzenli dağılımıdır.



39.4 Sümsük kuşu (Gannet: Sulidae) kolonisi
Martılar ve diğer pek çok su kuşu gibi, sümsük kuşları, predatörlere karşı ortak korunma için, yoğun koloniler halinde yuvalanırlar. Besinlerini okyanusdan sağladıklarından, alanlar yalnızca yuvalanma ve yavru yetiştirmek üzere kullanılır.

dan kuvvetli rüzgarlara daha iyi direnirler. İzole olmuş tek bir ağaca kıyasla, kütlesine göre daha küçük bir yüzey alanına sahip olan küme, kendine uygun mikroiklimini yaratabilir. Örneğin, bir ağaç kümesinde, gölgeleme ve rüzgardan korunma, aşırı sıcaklıklara karşı izolasyona yardım eder, topraktan buharlaşmayı azaltır, düşen yaprakların tutulması artar ve dipde bir yaprak tabakası oluşumuna yardım ederek toprağı zenginleştirir. Ayrıca, ağaçlar, çevredeki fidanlar için gerekli koruyuculuğu sağlar ve böylece küme, düzenli bir şekilde genişler. Hayvan gruplaşmaları da genelde, özellikle soğuk havada önemli bir etken olan, aralarındaki sıcaklık değişim oranını azaltır. Örnek olarak, balarıları, binlerce bireyden oluşan, kendini ısıtan gruplar olarak kışlayıp, erken ilkbaharda diğer polen toplayıcılar aktif olmadan önce, etkili bir besin arayışına başlayabilirler. Hayvan grupları, besin bulmada ve predatör saldırılarına karşı koymada, izole hayvanlardan daha avantajlı olabilir. Daha sonraki bölümlerde sosyal yaşamın yarar ve bedelini daha ayrıntılı olarak göreceğiz.



39.5 Üssel gelişme eğrisi
Artış oranı, teoride, populasyon sonsuz bir yüksek orana kadar düzenli olarak hızlanır. Gerçekte ise, hiçbir populasyon artışını bu kadar uzun sürdüremez.

POPULASYONUN BÜYÜMESİ

Eksponensiyel büyüme Gerçek populasyonların dinamiklerini anlamanın bir yolu, ideal koşullarda populasyondan bekleneni bulmak ve daha sonra, o anki koşulların bu beklenen durumu nasıl değiştirdiğini belirlemeye çalışmaktır. Kararlı bir yaş dağılımına sahip, predasyon, parazitizm, rekabet, dış ve iç göç yaşamamış ve sınırsız kaynakları olan bir ortamda bulunan bir populasyonla çalıştığımızı varsayalım. Böyle ideal koşullarda, herhangi bir populasyonun büyüme hızı çok fazladır. Bir çift organizmanın döl verdiğini, tümünün sırası geldiğinde tam bir döl oluşturmak üzere, hayatta kaldığını ve bunun nesiller boyunca devam ettiğini düşünün. Örneğin, nisanda üremeye başlayan bir çift ev sineği, eğer tüm yumurtalar açılmış ve tüm gençler üremek üzere yaşamış ise, ağustosta 191.000.000.000.000.000.000 birey olabilecektir. Bu dünyanın tüm kara yüzeyini, 10 cm. kalınlıkta kaplamaya yeterlidir. Benzer şekilde, bir biyolog,[1] eğer 100 Kaliforniya deniz yıldızından oluşan bir populasyonun üremesi engellenmez ve tüm yavrular hayatta kalırsa, yalnız 15 generasyon sonra, yeni yıldızların sayısının görünür evrendeki elektron sayılarını aşacağını hesaplamıştır. Bölüm 17'de gördüğümüz gibi, (en yavaş üreyen hayvan olarak bilinen) filler bile en sonunda gezegeni kaplayacaktır.

Bitki ya da hayvan, tek hücreli ya da çok hücreli olsun, tüm organizmalar bir büyüme patlaması potansiyeline sahiptir. Yani, çevresel sınırlamaların yokluğunda, bunların büyüme eğrileri eksponensiyel olacaktır (Şek. 39.5).

Geometrik artış eğrisini daha dikkatli inceleyebilmek için, N'yi herhangi bir zamanda populasyondaki birey sayısı, t'yi geçen zaman, $\Delta N/\Delta t$ populasyonda toplam birey sayısındaki artış hızı, b populasyonda birey başına ortalama doğum oranı ve d'yi de birey başına ortalama ölüm oranı olarak belirtelim. Artık Şek. 39.5'deki gibi bir populasyonun büyüme eğrisinin eşitliğini aşağıdaki gibi yazabiliriz.

[1] E.O. Dodson, Evolution: Process and Product, Reinhold Publishing Corp., 1960 s. 4

$$\Delta N/\Delta t = (b\text{-}d)\ N$$

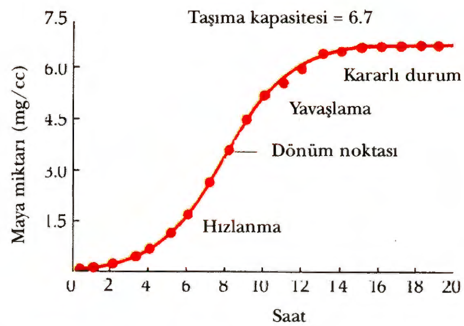
Bu formülden, eğer ortalama doğum hızı, ortalama ölüm hızını aşarsa bir populasyonun büyüyebileceği hemen anlaşılır. Yani (b-d) terimi, 0'dan büyük olursa populasyon büyüyecektir. Aksine, ortalama doğum oranı, ortalama ölüm oranından düşük, dolayısıyla (b-d) terimi 0'dan küçük olduğunda populasyon azalacaktır. Eğer doğum ve ölüm oranları eşit ise (b=d), daha sonra b-d = O olup, dolayısıyla $\Delta N/\Delta t = 0$ olacak, böyle bir populasyon ne büyüyecek ne de azalacaktır. Öyleyse özet olarak, doğum ve ölüm oranları arasındaki fark, yani (b-d) değerleri, populasyonun büyüyüp büyümeyeceğini, azalıp azalmayacağını ya da sabit kalıp kalmayacağını, belirler. Bu fark, yani belirli bir anda, birey başına net populasyon değişim oranı r ile gösterilir. Yani (b-d) = r olduğunda, eksponensiyel populasyon değişimini aşağıdaki gibi yeniden yazabiliriz.

$$\Delta N/\Delta t = rN$$

Şek. 39.5, r'nin 0'dan büyük olduğu bir durumu göstermektedir.

Sınırlandırılmamış çevre koşullarında yaşayan ve populasyon patlamasına giden kuramsal ev sineği ve denizyıldızı populasyonlarında, r türler için maksimum değerindedir. Minumum ölüm oranı ve maksimum doğum oranı koşullarında r, r_{max} ile gösterilir ve populasyonun doğal artış kapasitesi (**intrinsic artış hızı**)ni temsil eder. r_{max} değeri, türler arasında değişim gösterir. Örneğin r_{max}, evsineği için, denizyıldızından daha büyüktür.

Geometrik artış modelinde, bir bütün olarak populasyonun büyüme hızı, yalnızca r değerine değil, aynı zamanda üreme yeteneğindeki birey sayısını simgeleyen N, yani populasyon büyüklüğüne de bağlıdır. N değeri, her bir ardışık kuşaktan sonra büyüdüğünden, artış hızı $\Delta N/\Delta t$'de, her kuşak ile daha fazla büyür. Bu, artış oranındaki hızlanmadan dolayı, Şek. 39.5'deki eğrinin eğimi giderek dikleşir.



39.6 Lojistik gelişme eğrisi
Maya hücrelerinin laboratuvar populasyonunun gelişme eğrisi gösterilmiştir. S-şeklinde gelişme eğrisi denilen lojistik eğri, düşük yoğunluklarda hızlanan gelişme oranı sergilerken sonunda, hızlanmadan, yavaşlamaya geçilen anda, bir eğilme noktasına ulaşır. Azalma, populasyon yoğunluğu ortamın taşıma kapasitesine yaklaşıncaya kadar sürer. Taşıma kapasitesine ulaşıldığında, artık yoğunlukta artış yoktur, populasyon kararlı durumda devam eder.
Bu eğri, kuramsal lojistik eğriye çok yakındır.

Lojistik büyüme eğrisi Hiçbir gerçek populasyon, sonsuz bir hızla yayılmadığı için, ev sinekleri ya da denizyıldızları içinde gömülmüş değiliz. Bunun nedeni, gerçek populasyonlardaki eksponensiyel büyümenin kontrol edilmesi olmalıdır. Birçok durumda, Şek 39.6'daki gibi populasyon yoğunluğu düşük olduğunda, başlangıçta hızlı bir büyüme, daha sonra yüksek yoğunlukta büyümede azalma ve yoğunluk, ortamın **taşıma kapasitesi** (K)'ne yaklaştıkça sonuçta bir düzleşme gösteren bir büyüme eğrisi meydana gelir. Taşıma kapasitesi, ortamın destekleyebileceği maksimum populasyon yoğunluğudur.

Şek. 39.6'daki gibi, S şeklinde lojistik gelişme eğrisi, doğumlar ve ölümler arasındaki değişen bir ilişkiyi yansıtmaktadır. Hızlanma evresinde, doğumlar ölümleri fazlasıyla aşar, yavaşlama evresinde hala 0'dan büyük olsa bile, r değeri düzenli olarak düşer, doğum oranının azalması ya da ölüm oranının yükselmesi ya da her ikisinin, olması nedeniyle, eğri düzleştiğinde, doğumlar ve ölümler dengede ve r değeri 0 olur. Fakat, doğumlar ve ölümler arasındaki ilişkilerde –populasyon yoğunluğu arttıkça, doğum oranının azalması ya da ölüm oranının artması– sınırlamanın etkisi populasyon yoğunluğu ile orantılı olacak bir biçimde, populasyon gelişimi sınırlanmalıdır; öyle ki, yoğunluk, ortamın taşıma kapasitesine yaklaştıkça sınırlayıcı etki daha

şiddetli bir hale gelmelidir. Bu yoğunluğa bağlı sınırlayıcı etmenleri, matematiksel olarak, şöyle ifade edebiliriz.

$$\frac{K - N}{K}$$

Bu oran, toplam taşıma kapasitesinin, doldurulacak kısmını temsil eder. Bu sınırlayıcı terimi, maksimum eksponensiyel büyüme denklemine dahil edersek;

$$\frac{\Delta N}{\Delta t} = r_{max}\left(\frac{K - N}{K}\right)N$$ formülünü elde ederiz.

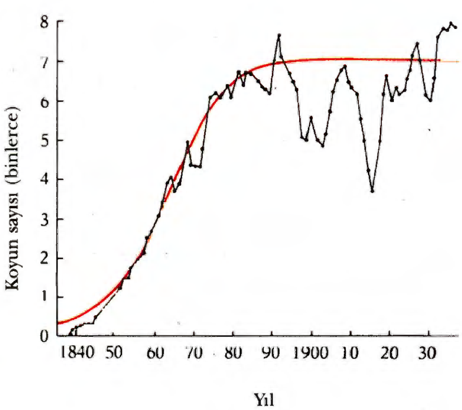
Burada r_{max} ve k değerleri belirli bir ortamda, belirli bir tür için sabit olup, populasyon büyüklüğü yani N, geçen zamanla değişiklik gösterir. Bu ilave ile eşitlik, içinde, büyümenin yalnızca doğal artış kapasitesi olan r_{max} ve populasyon büyüklüğü, N'nin bir fonksiyonu değil, aynı zamanda (K-N) ile taşıma kapasitesi K, arasındaki oranında temsil edildiği, **lojistik gelişme** eşitliğine dönüşmüştür.

Şimdi sınırlayıcı terim (K-N) / K'nın şekil 39.6'daki S şeklindeki lojistik büyüme eğrisini nasıl etkilediğini görelim. N'nin taşıma kapasitesinin çok altında olduğu düşük populasyon yoğunluklarında, sınırlayıcı terimin değeri K ile bölünen K, yani yaklaşık birdir, bu da büyümenin esas olarak r_{max} x N'nin fonksiyonu olup, exponensiyel olarak arttığı anlamına gelmektedir. Ancak büyüme sürdükçe ve N giderek büyüdükçe, sınırlayıcı terimin değeri düzenli olarak birin altına düşer ve daha fazla büyümeyi önlemek için bir fren vazifesi görür. Sonuçta, taşıma kapasitesine ulaşılıp N değeri K'ya eşit olduğunda, sınırlayıcı terim sıfır olur ve daha fazla bir büyüme mümkün olmaz.

$$\Delta N/\Delta T = r_{max}\left(\frac{K-N}{K}\right)N = r_{max} \times 0 \times N = 0$$

İçinde doğumların ve ölümlerin dengede olduğu, sabit düzeye ulaşmış bir populasyonun büyümesi sıfırdır.

Bazı gerçek populasyonların büyüme eğrileri, şekil 39.6'da gördüğümüz, ideal lojistik eğriye çok yaklaşmaktadır; fakat bunlar çoğunlukla kaba yaklaşımlar olup, taşıma kapasitesinin çevresinde bazen çok yukarıya ya da aşağıya önemli dalgalanmalar görülür (şek. 39.7). Populasyon yoğunluğu taşıma kapasitesinin üzerinde dalgalanmalar gösterdiğinde, yani N, K'den büyük olduğunda, sınırlayıcı terim (K–N)/K negatif değer alır, bunun sonucunda ΔN/Δt'de negatif olur. Bu, populasyon yoğunluğunun taşıma kapasitesine yaklaşıncaya kadar, artma yerine azalma eğiliminde olacağı anlamına gelir. Kısaca, sınırlayıcı faktör, genellikle populasyon yoğunluğunu denge düzeyine yakın tutarak, geri besleme kontrolü sağlar.

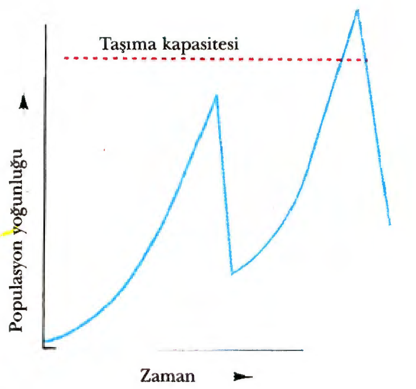


39.7 Güney Avustralya, koyun populasyonunun gelişme eğrisi.
Gerçek eğri dalgalanma gösterirken, düz eğri (renkli) kuramsal lojistik eğridir.

Maksimum sürdürülebilir verim Şekil 39.6 bir populasyonun artış oranının, populasyon yoğunluğunun en yüksek sabit denge düzeyine ulaştığı zamandan ziyade, eğilme noktasında (hızlanma oranından, yavaşlama oranına geçiş noktası) en yüksek olduğunu gösterir. Eğim noktasındaki yoğunluk bazen **maksimum sürdürülebilir verim** noktası olarak adlandırılır, av hayvanları ya da ekonomik olarak de-

ğerli balıklar gibi organizmaların denetiminde büyük önem taşımaktadır. Şayet organizmaların avlanması, bunların populasyon yoğunluklarını yalnız maksimum sürdürülebilir verim noktasına kadar azaltıyorsa, kaynak populasyonda sürekli bir zarar beklenmeyecektir. Bununla birlikte, eğer kaynak populasyondan yoğunluğun maksimum sürdürülebilir verim noktasının çok altına düşecek şekilde yararlanılırsa, populasyonun kendini yenilemesi tehlikeye girebilir. Kısaca, kaynak populasyonların maksimum sürdürülebilir verim noktasına kadar azaltılması, hem insan yararı, hem de kaynağın yenilenmesi açısından optimum strateji olarak görünmektedir.

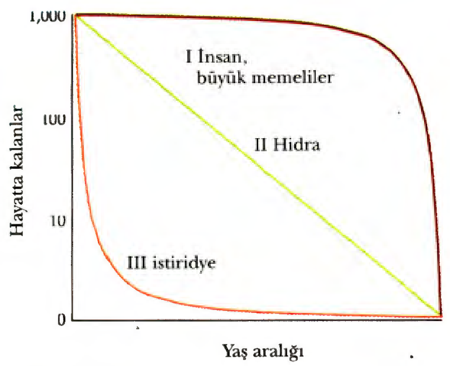
Ne yazık ki, olaylar, genellikle bu kadar basit değildir. Yalnızca lojistik gelişme eğrilerine dayalı tartışmalar, populasyondaki yaş ve büyüklük dağılımları gibi önemli değişkenleri dikkate almamaktadır. Örneğin, kaynak populasyonları için optimal avlanma oranlarının belirlenmesinde, ekonomik verim düşünülmelidir. Böylece, eğer bir balık populasyonu K/2 düzeyine kadar avlanırsa, yakalanan hayvanların sayısına göre maksimum bir verim olsa da, avlanma, balıkların daha büyük olmalarına izin verecek şekilde, daha az yoğunlukta olduğunda, ekonomik verim, daha fazla olabilir; balıkçıya çok sayıda küçük balıktan ziyade daha az sayıdaki büyük balık, daha fazla para kazandırabilir. Kısaca, balık ve av hayvanları yöneticilerinin bulmaya çabaladıkları optimum verim noktasının, maksimum sürdürülebilir verim noktası ile aynı olması gerekmez.



39.8 Ani düşüşler gösteren eksponensiyel büyüme eğrisi
Patlama-iflas eğrisi diye de adlandırılan bu gelişme eğrisi tipi, iklim gibi yoğunluktan bağımsız faktörlerle denetlenen, küçük organizma populasyonları için tipiktir.

Ani kırılmalı eksponensiyel büyüme eğrisi Gerçek populasyonların tüm büyüme eğrileri, Şekil 39.6 ve 39.7'deki lojistik formlara uyum göstermez. Birçok küçük ve kısa ömürlü organizmanın ya da bozulmuş veya geçiş habitatlarında yaşayan organizmaların populasyon yoğunlukları, sıklıkla aniden düşer (Şek. 39.8). Örneğin, ilkbaharda bir kaba yonca (alfa alfa) tarlasındaki bezelye afidi populasyonu, eğer hava serin ve nemli ise eksponensiyel oranda büyüyebilir; fakat daha sonra sıcak ve kurak olursa, afitlerin çoğu ölecektir. Afitlerin yoğunluğu tarlanın taşıma kapasitesinin çok altında bile olsa, iklim değişikliğinde bu düşüş olacaktır. Öyleyse, burada, havanın, afit populasyonu üzerinde yoğunluktan-bağımsız bir sınırlama yarattığına dikkat ediniz; bunun işlemesi önemli ölçüde afit yoğunluğuna bağlı değildir. Havaya ek olarak, organizmaların populasyonları üzerinde yoğunluğa bağlı olmayan sınırlamalar oluşturabilen diğer çevresel faktörler, ani seller, yangın ya da habitatın fiziksel olarak bozulmasıdır.

Ölüm Oranı ve Hayatta Kalma Şimdiye kadar, büyüme eğrileri ile ilgili tartışmalarımız basit varsayımlara dayandırılmıştır. Potansiyel (maksimum) ömür uzunluğu, beklenen ortalama ömür, ortalama üreme yaşı ve populasyondaki yaş dağılımının ihmal edilebileceğini varsaymıştır. Her bir hücrenin iki bağımsız organizma oluşturmak üzere bölündüğü, bakteri, terliksi hayvan ya da maya gibi organizmalarda, bu varsayımlar uygun olabilir. Fakat, bitki, hayvan ya da mantar gibi daha büyük organizmaların çoğu, kararlı bir hızda üremez. Bunun yerine, üremeye başlamadan önce yaşamlarının önemli bir kısmını geçirirler, ve üreme potansiyelleri genellikle, yaşa bağlı bir değişkenlik gösterir. Bizim gibi bazı türlerde en üst düzeye ulaştıktan sonra azalırken, ağaç ve balık gibi diğer pek çok türde düzenli olarak artar.



39.9 Hayatta kalma eğrisi tipleri
Eğriler, 1000 bireylik başlangıç populasyonu için, doğumdan, o tür için maksimum yaşa kadar, farklı yaşlardaki birey sayısını göstermektedir. Eğriler, 3 ana hayatta kalma tipi sergiler. İnsan gelişme eğrisi, fiilen yavru ölümünün olmadığı topluluklar içindir.

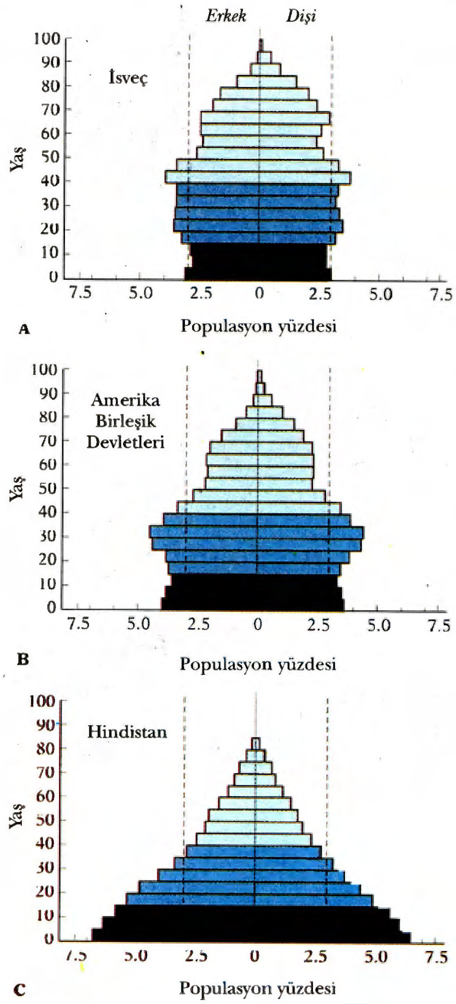
Bir populasyonun dinamiklerini anlama çabaları içinde, populasyondaki çeşitli yaş gruplarındaki mortalite oranlarını belirlemek genellikle yararlıdır. Böyle veriler, yaşam döngüsündeki hangi evrelerin çevresel kontrole en duyarlı olduğunu gösterir ve her yaş dönemi sonunda hayatta kalabilecek bireylerin oranını hesaplamayı mümkün kılar. Sonuçlar, hayatta kalma eğrileri olarak grafiklenebilir (şek. 39.9).

Şekil 39.9'daki eğriler, bazı hayatta kalma eğrisi tiplerini göstermektedir. Eğri I, populasyondaki tüm bireylerin mümkün olduğu kadar uzun yaşadıkları eğridir. Erken yaş dönemlerinde, birkaç premature ölümle hemen hemen tam bir hayatta kalma yaşanacak ve mortalite yaşlı bireylerde olacaktır. Eğri III diğer ekstremi yani mortalitenin genç yaşlarda çok fazla olduğu; ancak erken hayat dönemlerinde hayatta kalabilen bireylerin daha sonraki uzun zaman için iyi bir yaşam şansı elde ettikleri duruma uygunluk göstermektedir. Bu iki ekstrem arasında, mortalitenin tüm yaş dönemlerinde sabit olduğu koşul, II. eğri ile temsil edilmektedir. Pek çok yabani hayvan populasyonlarının hayatta kalma eğrileri, genelde II ve III. tipler arasındadır, bitki populasyonlarının, çoğunun eğrileri III. extrem tipe yakındır. Başka bir deyişle, gençler arasında yüksek mortalite, doğada genel kuraldır.

Çevresel koşullardaki değişiklikler, herhangi bir populasyon için hayatta kalma eğrisinin şeklini temelinden değiştirebilir ve değişen mortalite oranlarının, populasyon dinamiği ve gelecekteki büyüklüğü üzerinde çok büyük etkisi olabilir. İnsan populasyonlarındaki yaş dağılımını inceleyelim (Şek. 39.10). İsveç'te, yaş dağılımı (Şek. 39.10 A) en yaşlı sınıflar hariç, her bir yaş sınıfından populasyon yüzdesinin eşit olması ile neredeyse tekdüzedir. İsveç populasyonunun hayatta kalma eğrisi (Şek 39.9'daki insan), I. tipe yakındır. Doğum oranı, ölüm oranına eşit olup populasyonun büyüklüğü sabittir, her kadın ortalama 2 çocuk sahibi olduğundan, bireyler yalnızca kendileriyle yer değiştirmektedir.

Amerika Birleşik Devletlerindeki populasyon biraz farklıdır (Şek.39.10B). Döllenme oranı, ölümleri karşılamaya yakın olduğu halde, bu dengeye ancak son zamanlarda ulaşabilmiştir. Bunun bir sonucu olarak populasyonda, ortalama aile büyüklüğü ikiden fazla olduğu zaman doğan, üreme öncesi ve genç üreme yeteneğindeki bireylerin oranı gereğinden fazladır. Şayet, yüksek göç oranı olmasa idi, Birleşik Devletlerin populasyonu yalnız, üreyebilen ve ergenlik öncesi yaş grupları dengeye yaklaşıncaya dek büyümeye devam edecekti. Bu durum, populasyonun 300 milyona ulaşacağı yaklaşık 2030 yılında gerçekleşebilirdi.

Buna karşı, Hindistan'da, (Şek. 39.10C) yaş dağılımı, daha genç yaş gruplarının nisbeten fazla bir yüzdeye sahip olması sonucu, tabana doğru ağırlık göstermektedir. Bu, Hindistan populasyonunun hayatta kalma eğrisinin, yüksek yavru ölümlerinin görüldüğü III. tipte olduğu ya da ortalama aile büyüklüğünün fazla ve populasyonun hızla büyüdüğü, anlamına gelir. Aslında, her iki faktör de bundan sorumludur ve Hindistan'da hayatta kalma eğrisi II. ve III. tipler arasındadır. Ekolog Paul Ehrlich'in, 20 yıl önce belirttiği gibi, doğum oranlarında çarpıcı azalmalar olmadığı durumda, gelişen ülkelerde çocuk ölümlerini azaltan halk sağlığı, beslenme ve tıbbi gelişmeler

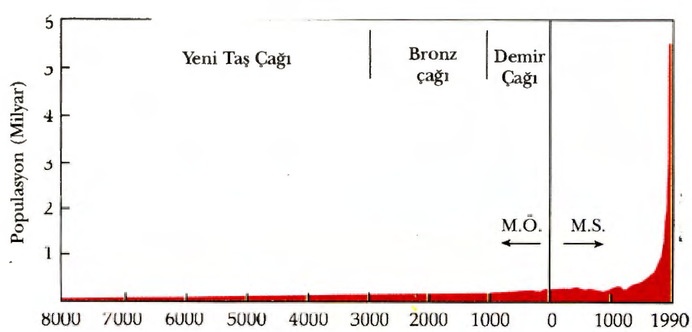


39.10 İnsan populasyonlarında yaş dağılımı
(A) İsveç'te, üreme öncesi yaş grubundan (lacivert), üreme sonrası yaş gruplarına (açık mavi), her yaş grubunun büyüklüğü kabaca eşittir. Doğum oranı, ölüm oranına eşit olduğundan, populasyon büyümez, üreyen bireyler (orta mavi bölüm), ancak kendilerini telafi ederler. Böyle olmaz ise, her bir üreme öncesi yaş grubunun (0-15 yıl), populasyon içindeki yüzdesi, üreme yaş grublarından (15-40 yıl) daha fazla olacaktı. % 3'deki dikey çizgiler, yaş gruplarının tamamen kararlı olduğu dağılımı göstermektedir. Yaşlı bireylerin üremediğine, 50 yaş üzerinin büyüme oranı üzerinde çok az bir etkisi olduğuna dikkat edin. (B) Amerika Birleşik Devletlerinde, en genç grubun (0-5 yıl) büyüklüğü, genç üretken bireyler ile kabaca dengededir. % 3 çizgisinden çıkıntılar olduğundan, düşük doğum oranına rağmen, populasyon en azından 2000'e kadar artmaya devam edecektir. Amerika'ya göçler de populasyonu büyütmektedir. (C) Hindistan'da, yüksek doğum oranının sonucu olarak, populasyon genç yaş gruplarına doğru çekilmiştir. Doğum oranı, her kadın için 2 çocuğa düşse bile, populasyon 2 jenerasyon daha büyümesini sürdürecektir.

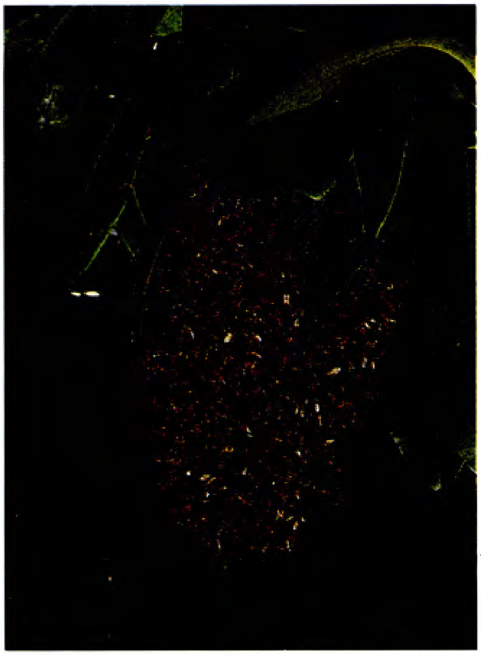
kaçınılmaz olarak, büyük oranda populasyon artışıyla sonuçlanacaktır.

Tıp ve tarım teknolojisindeki devrimler, hem çocuk yaşayabilme oranlarını, hem de yeryüzünün taşıma kapasitesini artırmıştır ve en azından sanayileşmiş toplumlarda, etkili doğum kontrolünü mümkün kılmıştır. Şekil 39.11'de görüldüğü gibi, doğum oranı muhtemelen yüksek olmuş olsa bile, dünyadaki insan populasyonu binlerce yıl çok yavaş artmıştır. Uzmanlar, 10.000 yıl önce, tüm dünyada yaklaşık 5 milyon insan olduğunu, M.S. 1'e kadar yalnız 250 milyona, 1650 yılında 500 milyona yükseldiğini tahmin etmektedirler. Daha sonra, 300 yıl öncesine kadar, insan populasyonu yaklaşık her 1600 yılda katlanmıştır. Bugünkü döllenme oranında, 1993'de 5.5 milyar olarak hesaplanan dünya nüfusu yaklaşık 33 yıl içinde iki katına çıkacaktır.

İnsan türünün, doğumlar ve ölümler arasındaki bu dengesizlikler ve böyle bir artış oranı ile, daha ne kadar devam edebileceği zamanımızın en can alıcı sorularından biridir. Gerçekten bunun en önemli soru olduğu belirtilmektedir, açlık, yoksulluk, kalabalıklık, kirlenme, atıkların birikimi, tüm yaşamın bağlı olduğu çevre bozulması gibi sorunlarda, insan nüfusundaki sürekli bir artışın kaçınılmaz sonuçlarıdır. Gelecek bölümde, bu problemlerden bazılarının biyolojik temellerini inceleyeceğiz.



39.11 Dünya insan populasyonunun büyümesi
Büyüme binlerce yıl çok yavaş sürmüş; fakat geçmiş yüzyılda çok hızlı bir şekilde artmıştır. 1350 yılı civarındaki eğim, veba (bubonic plague) salgınlarına denk gelmektedir.



39.12 Düşük r_{max} türlere aykırı bir örnek Böceklerin çoğu, küçük vücut ve yüksek üreme oranı ile karakterize edilen, nisbeten yüksek-r_{max} yaşam biçimine sahiptir. Diğer yandan, balarısı kolonileri, spektrumun düşük r_{max} ucuna yakın olup, yılda yalnız bir yavru vererek, rekabet yeteneğini temin etmeye yatırım yaparlar. Bir koloni nesli, kraliçenin dahil olduğu, ana koloninin yarı işgücünde olan oğuldur (10-20.000 arı, tümü 1-3 kg), hatta oğul içindeki her birey ana koloniden bal ile iyice doyar ve oğul uygun bir yere yuvalandığında, bunu balmumu üretmek ve yeni koloniyi oluşturmak için kullanır. Birkaç yüksek r_{max} birey, kendi maddelerinin yarısını, tek bir yavru üretmek için ayırır.

POPULASYON DÜZENLENMESİ

Görmüş olduğumuz gibi, canlı organizmaların populasyonları sınırsız bir şekilde büyümezler; bunların boyutlarını sınırlayan bir ya da daha fazla faktör mutlaka vardır. Populasyonların çoğu, onları en iyi karakterize eden büyüme eğrilerine göre adlandırılır. Örneğin, bu kavramsal skalanın bir ucunda yüksek r_{max}'a sahip çok hızlı üreyen populasyonlar bulunur. Bunlar bu kapasiteyi geçiş olabilecek, bozulmuş ya da yeni çevrelerde kullanabilmek üzere, geliştirmişlerdir. Sivrisineklerin ilkbaharda hızla çoğalması, bir r_{max} türünün davranışını örnekler. Neyse ki, bizim için sivrisinek populasyon büyüklüğü, genel kuraklık ve soğuk gibi çevre faktörleri tarafından baskı altında tutulmaktadır.

Yüksek r_{max}'lu yaşam biçimi, genellikle bir dizi davranış ve fizyolojik adaptasyonla birlikte görülür. Örneğin, bireyler, çok sayıda küçük ve hızlı olgunlaşan yavrular oluştururlar. Çünkü şiddetli rekabet olmadığında, böyle bireylerin uyumu, bazı çevresel etkiler ani bir azalmaya yol açmadan önce, mümkün olabildiği kadar çok sayıda genç birey üretmeye bağlıdır. Böyle bir türün hayatta kalma eğrisi genellikle III. tipteki gibidir (Şekil. 39.9).

Bu kavramsal skalanın diğer ucunda; ortamın taşıma gücündeki (K)· ya da ona yakın olan populasyonlar bulunur, bunlar çok yavaş ürerler ya da hiç çoğalmazlar. Filler gibi büyük memelilerin çoğunun örnek oluşturduğu bu türlerde, düşük r_{max} uygun hale getirilmiştir. Düşük r_{max}'lu türler tipik olarak, kararlı ya da bilinen ortamlarda bulunurlar. Bunların uyumları, hızlı üremeden ziyade, sınırlı kaynaklar için etkili rekabet edebilme yeteneklerine bağımlı olduğundan, böyle türlerin bireyleri, sadece birkaç tane, uzun ömürlü, yavaş erginleşen gençler üretir; nicelikten ziyade nitelik önemlidir (Şek. 39.12). Bu türlerin hayatta kalma eğrileri I. tipe benzer.

R_{max} spektrumunun bu iki ucu, içinde çeşitli populasyon kontrol mekanizmalarının işlediği yolları, çarpıcı alarak açıklamaktadır. Görmüş olduğumuz gibi, yüksek r_{max} türlerinde populasyon yoğunluğu genellikle, besin, su, yuvalanma alanı gibi gerekli kaynakların uygunluğu ile sınırlanmak için çok düşüktür. Bunlar şiddetli bir predasyona maruz kalsalar bile tekrar çok hızla ve bol olarak ürerler ve bu faktör pek sınırlayıcı olmayabilir. Populasyonu periyodik olarak azaltan hava, yangın, sel gibi yoğunluğa bağlı olmayan faktörler, daha önemli bir yer tutar (Şek. 39.8). Diğer yandan, düşük r_{max} türlerin populasyonlarının, bir ortamın taşıma kapasitesinin çok üzerinde büyümesi bir ya da birden fazla kritik kaynağın sınırlı oluşu gibi faktörler tarafından engellenir. Yani bu türler hem yoğunluğa bağlı, hem de yoğunluğa bağlı olmayan faktörlerden etkilenir.

Yoğunluğa bağlı sınırlayıcı faktörler olarak, predasyon, parazitizm ve hastalıklar Predasyon, hastalık ve parazitizm genellikle, avı (veya konakçıyı) yoğunluğa bağlı olarak etkiler. Konakçı ya da av populasyonu arttıkça, populasyonun büyük bir yüzdesi zarar görür; çünkü, bireyler uygun olmayan koşullar içinde bulunmaya zorlanarak ya da mevcut kaynaklardan daha az yararlanılması nedeniyle zayıf düştüklerinden daha kolay bulunabilir ve saldırıya uğrar (Şek. 39.13). Aynı şekilde, bir parazitin, uygun bir konakçı bulma olasılığı da, genellikle yoğunluğa bağlıdır.

Bir dizi av türünü yakalayan parçalayıcılar avlanma biçimlerini, avlarının nisbi yoğunluklarına göre, daha yaygın türlere konsantre olacak şekilde değiştirme eğilimine girerler. Eğer avlanan türün yoğunluğu artarsa, onun üzerinden beslenen predatörlerin yoğunluğu da artar. Belirli av türleri üzerinde konsantrasyonlarının artması ile birlikte predatörlerdeki bu artış, av yoğunluğunun tekrar düşüşüne neden olan bir faktör olabilir. Ancak, avın yoğunluğu azaldıkça, genellikle predatör türlerin yoğunluğunda da biraz gecikmiş bir azalma görülür. Sonuç, Şekil 39.14.'de gösterildiği gibi seri populasyon değişimleri olabilir, predatör ve av populasyonlarındaki bu bağlantılı değişimler, predatör için en önemli sınırlayıcı faktörün besinin bulunabilirliği olduğunu ve bu nedenle predasyonun av için, önemli bir sınırlayıcı faktör olduğunu göstermektedir.

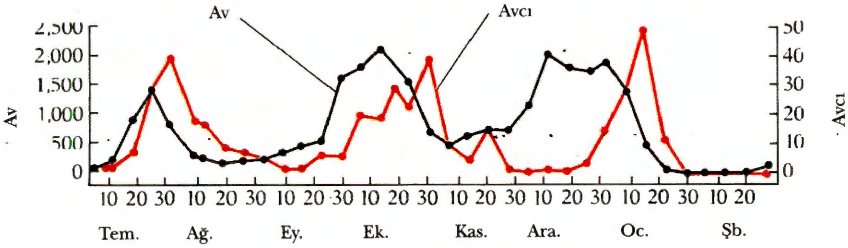
Predatör potansiyel av olabilecek türlerden en yaygın olanına yönelebildiğinde ya da ortamsal heterojenite özelleşmiş türler üzerinde avlanan nadir bireyler için bir sığınak sağladığında, hem predatör, hem de avın kararlı populasyonları varlıklarını sürdürebilir. Fakat, ilişkilerin çoğunda populasyon döngüleri kuraldır.

Predatör-av dengesi, iyi niyetli kontrol yöntemleri ile kasıtsız olarak bozulabilir. Örneğin, meyvelere zarar veren siklamen akarlarını yok etmek için çileklere belirli insektisitlerin uygulanması, hem siklamen akarlarını, hem de onlarla beslenen karnivor akarları öldürmüştür. Fakat yüksek r_{max}'lu ve predasyon'dan kurtulmuş siklamen akarları, çilek tarlalarını tekrar hızlı bir şeklide sararken, predatör akarlar çok daha yavaş geri dönerler. Sonuçta, doğal predatörleri olmayan siklamen akarlarının yoğunlukları hızla artmış ve hiç bir zaman insektisit uygulanmamış duruma göre çok daha fazla zarar vermişlerdir. Bu, av (zararlı) eklembacaklılara göre, predatör (faydalı) eklembacaklıların daha yavaş toparlanmaları çok yaygındır; bunun ötesinde zararlılar için daha yüksek r_{max} büyük bir olasılıkla, onların predatörlerinden daha önce pestisitlere direnç kazanmış oldukları anlamına gelir. Bu faktörler, tarımda aşırı pestisit kullanımının uzun dönemdeki yararı üzerinde kuşku yaratmaktadır.

Tahmin edileceği gibi, predatörlerin davranışı, av populasyonlarının üreme stratejilerini büyük ölçüde etkileyebilir. Örneğin, bazı yörelerde yaşayan lepistesler, erginler üzerinde özelleşmiş büyük predatörlere maruz kalırken, diğer habitatlarda, tehdit, gençler üzerinde avlanan küçük balıklardan gelir. Ergin-predatör habitatındaki le-

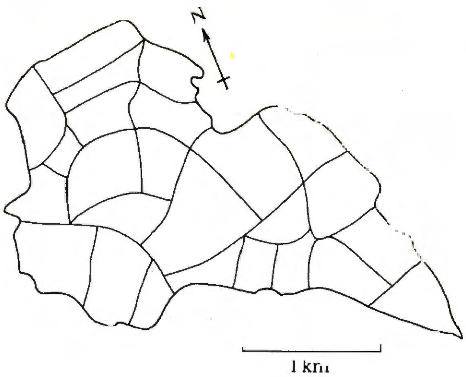


39.13 Predasyonla populasyon kontrolü
Royale adasında, ergin geyikler üzerinde yaşayan bir grup kurt. Uzun kovalamacadan sonra, kurtlar daha uygun bir hedefe yönelirler.



39.14 Av-avcı populasyonlarındaki (bağlantılı) dalgalanmalar
Predatör akar populasyon büyüklüğü, bir diğer akar olan av populasyonundaki dalgalanmaları, gecikmeyle yansıtma eğilimindedir. Predasyon, av üzerindeki, yoğunluğa bağlı sınırlayıcı faktörlerden yalnızca biridir. Bununla birlikte, predatör populasyonu esas olarak av uygunluğu ile sınırlandırılmaktadır.





39.15 Baykuş yerleşim alanları
İngilizce tawny owl olarak bilinen Baykuş çiftleri habitatı, sayıları ve sınırları yıldan yıla nisbeten kararlı olan, iyi belirlenmiş alanlara bölerler. Bu habitat 50 bireylik ergin populasyonunu taşır.

pistesler, genç evre-predatör habitatından yaklaşık iki kat fazla yavru üretirler; ilk gruptaki yavrular, diğerlerinin yaklaşık yarısı kadar ağırlıktadır. Bir r_{max} türünde bu modifikasyonlar, aynı predatörleri kullanarak ve 30-60 jenerasyon bekleyerek, laboratuvarda da yaratılabilir.

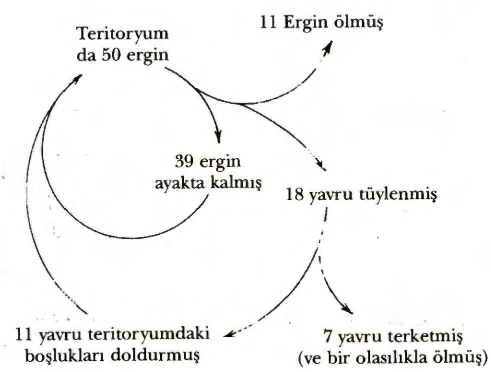
Hastalıklar, çeşitli yollarla populasyon büyüklüğünü sınırlarlar. Patojenler duyarlı bireyler üzerinde sabit bir baskı yaratırlar; ancak, kırmızı kraliçe seçilim hipotezini tartıştığımız Bölüm 17'de gördüğümüz gibi, konakçı türler (seleksiyonun bağışıklığı uygun hale getirdiği) ve parazitler (seleksiyonun hedef populasyon hücrelerini daha iyi tanıyabilme şansı verdiği) arasında değişmez bir yarış vardır. Bağışıklık, konakçı bireylerin sağlığına da bağlı olduğundan, hastalıklar zayıf üyeleri gruptan atarak, populasyonu habitatlarının halihazırdaki taşıma kapasitelerinin üzerinde sınırlamak için etki edebilir; yüksek populasyon yoğunluğu birçok hastalığın geçişini de kolaylaştırır. Sonuç olarak, hastalıklar, AIDS virüsünün bir klonunun daha önceki primat konakçısının (muhtemelen Afrika yeşil maymunları) yanında insanlara da bulaşmasını sağlayan bir mutasyonu kazanmasında olduğu gibi patojenler yeni konakçı türleri enfekte ettiklerinde populasyon büyüklüğünü değiştiren önemli bir şans elde ederler. Konakçı yayılımının genişlemesine ilişkin daha çarpıcı bir örnek, bir köpek **distemper** virüsünün kuzey batı Avrupa kıyılarında, dört ay içinde 12.000'den fazla ölüme yol açarak fokları infekte etmeye başladığı 1988 yılında ortaya çıkmıştır. Hastalıklar daha önceden mevcut coğrafik engeller ortadan kalktığında da önemli bir etki yaratabilir. Bu durum patojenin seçilimle bağışıklık kazanmamış populasyonlara ulaşmasına izin verir. Avrupalıların onbeşinci ve onaltıncı yüzyılda Amerika'ya ulaştıklarında, çiçek gibi yeni hastalıklar taşıyarak, yerlilerde kitle ölümlerine neden olması bu evrimsel olgu ile açıklanabilir.

Yoğunluğa bağlı sınırlayıcı bir faktör olarak tür içi rekabet Rekabet, yoğunluğa bağlı sınırlayıcı faktörlerin en önemlilerinden biridir. Düşük r_{max}'lu organizmaların çoğu ile yüksek r_{max} organizmaların bazıları için sürekli ve sağlıklı yaşam, besin, su, alan ya da ışık gibi çevre faktörlerinin kullanılmasına bağlıdır. Populasyonun her bir üyesi, aynı temel gereksinimleri paylaşır; herbiri aynı miktarda besin, sığınak ve eşe gereksinim duyar. Bir populasyonu ortamın taşıma kapasitesinin altında tutan predasyon gibi diğer bazı güçler olmadıkça, böyle populasyonlardaki bireylerin kaçınılmaz olarak kaynaklar için rekabet etmeleri gerekir.

Karasal kuşlar bu rekabetin doğasını sergilerler. Örneğin, kahverengi baykuşlar, işgal ettikleri ve savundukları, iyi belirlenmiş alanlarda yaşar ve gece avlanırlar (Şek. 39.15). Bu sınırlar kemiricilerden oluşan düzenli bir diyet sağlamaya ve bazı yıllarda üremeye elverişlidir. Bu ateşli mücadelenin yapısı, Oxford Üniversitesinden H. N. Southern tarafından çalışılmıştır. Araştırıcı tipik bir yılda, bir habitatda 25 çiftten 8'inin yavrularını hiç beslemez iken, 9'unun yumurtladıkları yumurtaları inkube etmediklerini göstemiştir. İki çift yavrularını açlığa terkederken, kalan 6 çift ortalama 3 yumurta bırakmış, dolayısıyla sonunda, potansiyel 100 yavrudan yalnız 18'i tüyleri çıkıncaya kadar beslenmiştir. Yılda, habitatta 11 boşluk yaratarak, ortalama yalnız 11 ergin birey öldüğünden, yaşayan gençlerin bu sayısı bile yük-

sekti (Şek. 39.16). Yedi yavrunun alanı kontrol yetkinliği bulunmadığından şanslarını başka yerde aramaları gerekiyordu. Açıkça, sınırlı kaynaklar için yapılan tür içi rekabet, kahverengi baykuş populasyonunun kararlı kalmasını sağlamıştır.

Pek çok bitkinin ışık, su ve besleyiciler için rekabet etmeleri ve eğer, metabolik olarak daha maliyetli olan tohum üreteceklerse, daha da fazlasını sağlamaları gerekmektedir. Bilinen bir örnek olarak, eğer çiçek ya da sebzeler bir bahçede birbirine çok yakın ekilirlerse, yoğun olarak biraraya toplanmış bitkiler zayıf ve uzun olacak ve az çiçek verecektir. Eğer bunlar yapay olarak ya da zayıf bireylerin doğal ölümü ile seyrekleştirilir ise, yaşayan bitkiler kuvvetlenir. Kaynaklar için rekabette, yaşamını sürdüren bitkilerin tohum ya da vejetatif üremeye yarayan organ oluşturabilme yeteneklerini sınırlar. Yer, ışık, su ve besleyiciler için, aynı tip rekabet ormanlarda da işler ve ağaç yoğunluğunu sınırlar.

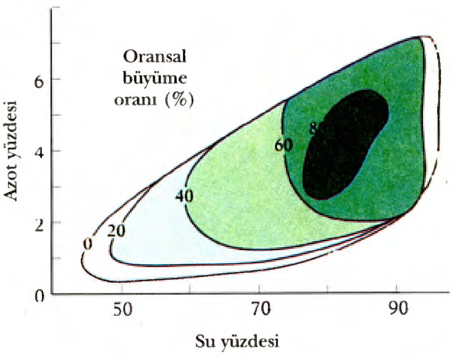


39.16 Baykuş gruplarında, yıllık tipik populasyon akışı
Burada tawny-owl populasyonu için tipik bir yıl gösterilmektedir. Ortalama, 18 yavru (teorik olarak 100 yumurta yumurtlamasına rağmen), ergin ölümü ile teritoryumda (alanda) boşalacak 11 boşluğu doldurmak üzere beslenir. 7 yavru diğer habitatlarda boşluk aramaya terkedilmiş olup, bunların çoğu yaşamını sürdüremez.

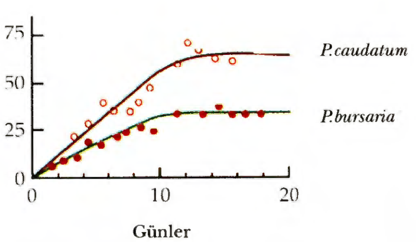
Yoğunluğa bağlı sınırlayıcı bir faktör olarak türlerarası rekabet Evrimde, türlerarası rekabetin ne kadar etkili bir güç olabileceğini 3. kısımda gördük. İki tür, kesinlikle aynı sınırlı kaynaklar için rekabet ettiklerinde, türlerden birinin habitat ölçüsünde herhangi bir sistematik üstünlüğünün eninde sonunda diğer türün ortadan kalkmasına yol açacağını görmüştük. Bu 18. bölümde tartışılmış olan Gause tarafından geliştirilmiş, rekabette elenme prensibidir. Herhangi bir özel durumda, bu rekabetin kapsamı, büyük oranda sorun oluşturan kaynaklara göre rekabet eden türlerin yoğunluğuna bağlıdır.

Bir organizmanın yaşamını sürdürmek için çevresini kullanma yolları onun **nişini** belirler. Bir canlının nişi onun genetik özellikleri ile belirlenir ve sadece ne yediği değil, besinini nasıl ve nerede bulduğunu; sıcaklık, soğuk, kurak, nem, güneş, gölge ve diğer iklimsel faktörlerin hangi uç değerlerine karşı koyabileceğini ve bu faktörlerin hangi değerlerinin onun için optimum olduğunu, parazit ve predatörlerini, nasıl ve ne zaman ürediklerini de kapsar. Ayrıca, gün ve yıl içinde en aktif olduğu zaman önemlidir; örneğin, balarılarının nişi, aynı çiçeklerden bal alsalar bile, küçük **bombus** arılarınkinden farklıdır. Çünkü, balarıları, grup olarak kışlayıp, koloni sıcaklığını düzenlediklerinden, tek yaşayan bombus arıları üretken bireylerinin hala dormant oldukları erken ilkbaharda aktif olabilirler. Yaz sonunda, balarıları, kış boyunca koloniyi donmaktan koruyacak bal stoklamak için üremeyi ertelemek gibi bir dezavantaja sahip iken, bombus arı kolonisi, üretken bireylerini dışarı göndererek, tüm kazanımlarını aşırı büyümeye ayırabilir. Bir organizmanın varlığının her özelliği organizmanın nişinin belirlenmesine yardım eder. Tam olarak tanımlayıp ölçemediğimizden dolayı niş kavramı aslında bir soyutlamadır.

Bir türün nişini kavramanın bir yolu, çeşitli değişkenlerin kabul edilebilir sınırlarının ve optimum değerlerinin belirlenmesidir. Yani, belirli bir tırtıl türü için değişken olarak beslendiği bitkilerin su içeriği ile başlayabilir ve geniş bir değerler aralığında tırtılın büyüme hızını saptayabiliriz. Aynı işlemi, azot içeriği için yapabilir ve daha sonra iki veri dizisini karşılıklı eksenlerde grafikte işaretleyebiliriz (Şek. 39.17). Sonuç, organizmanın işgal edebileceği "adaptif alan"dır.



39.17 Türlerin ekolojik nişdeki paylarının grafik üzerinde gösterilmesi.
Büyüme oranı ve iki besin değişkeni arasındaki ilişki, tırtıllar üzerinde gösterilmiştir. Üçüncü bir çevre faktörü daha olsa idi, hacimsel kümeler dizisi olacaktı. Grafiksel olarak, işlemi daha geliştirmek zor olduğundan, türlerin nişlerini çok boyutlu olarak belirlemek için (hipervolum) matematiksel yol sürdürülür. İki türün niş hipervolumlerinin çakışması oranında, rekabet potansiyelleri de artar.



39.18 Mikrohabitatta birlikte bulunma.
P. caudatum, bazı *Paramecium* türleri tarafından rekabette dışlanmasına, bazılarını dışlamasına rağmen, habitat içinde, kendisine uymayan düşük O_2'li kısımda yaşamını sürdürebilme yeteneğindeki *P. bursaria* ile birlikte bulanabilir.
P. bursaria tek başına iken, bu skalada 150 değerine ulaşarak, tüm kabı ele geçirir.

Üç boyutlu bir adaptif hacim oluşturarak, üçüncü bir değişkenin etkilerini de belirleyebilirdik. Eğer, herbiri farklı boyutu belirleyen giderek daha fazla değişken katarak bu işleme devam etseydik, çok boyutlu bir hipervolüm elde edecektik. Eğer araştırılan tür ile ilgili her değişken için bir boyut ekleseydik, sonuçta oluşacak çok boyutlu hiperhacim (hipervolüm) türün nişini temsil edecektir.

İki nişin benzerliği oranında, yani hipervolumler daha fazla çakıştığında, her iki tür en azından bir sınırlı kaynak için (besin, sığınak, yuva yapma yeri veya bunun gibi) daha fazla rekabet edecektir. Birlikte varoluşa uygun birbiriyle çakışan niş miktarı sınırlıdır. En sınırlı kaynak için yapılan rekabet genellikle şu dört olasılıktan bir ya da ikisi ile sonuçlanır.

1. Bir tür basit bir şekilde kendiliğinden yok olabilir. Bu genellikle, şans ya da populasyonun kritik başlangıç büyüklüğü olabilirse de, normal şartlarda rakip türlerden birinin üstünlüğünün sonucudur. Herhangi bir sistematik üstünlük, besin elde etme ya da yerleşme yeteneğinde olmayı gerektirmez, gerçekte ikinci tür, eğer predasyona, hastalıklara, değişen çevre streslerine daha az duyarlı ise yaşamını sürdüren taraf olabilir.

2. Bir tür bazı bölgelerde ve diğeri farklı ortamsal koşullara sahip diğer bölgelerde üstünlüğü sağlayabilir. Sonuçta biri bazı yerlerde öbürü ise diğer yerlerde ortadan kalkar. Bunun bir sonucu olarak simpatri kaybolur; fakat her iki tür allopatrik alanlarda varlığını sürdürür. Daha küçük bir ölçekte, her iki tür farklı mikrohabitatlarda simpatrik olarak varlıklarını sürdürebilir.

3. Bir tür normal koşullarda üstün olabilir; ancak periyodik krizler sırasında büyük kayıplara uğrayabilir. Öyleyse, krizler üstün türün populasyon büyüklüğünü azaltacak ve ikincil türün yok olmasını önleyecek sıklıkta olduğu sürece, rekabet yeniden başlayacaktır.

4. Belirli bir zamanda nişteki küçük bir değişikliğe bağlı olarak, seleksiyon, rekabeti azaltan karakter değişikliği yaratacak şekilde etki edebilir. Örneğin, büyük adalarda Darwin'in ispinozlarında tohumlar için türlerarası rekabetin, gaga büyüklüğünde nasıl karakter değişimine neden olduğunu görmüştük. Bu rekabet sonucunda bazı türler küçük, orta ya da büyük gagaya –farklı büyüklükteki tohumlar için özelleşmiş olan– sahip olma eğilimi gösterirken, küçük adalarda bulunan bir tür bunların arasında bir gaga büyüklüğüne sahip olma eğilimi göstermiştir. Öyleyse, karakter değişimi ile, başlangıçta rekabet eden iki tür kendi nişlerinde büyük değişiklikler geliştirebilir.

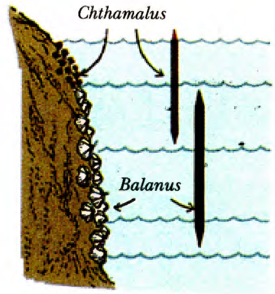
Rekabet ve sonuçları ile ilgili iyi çalışılmış birkaç örneği inceleyelim. Bölüm 18'de, iki terliksihayvan türünün, aynı koşullarda, her ikisi de ayrı ayrı varlıklarını sürdürebilmelerine karşın, aynı kap içinde birlikte var olamadıklarını görmüştük. Bununla ilişkili denemede, rekabetle dışlanan taraf ***P. caudatum***, diğer bir terliksihayvan türü ***P. bursaria*** ile birlikte olduğunda, her ikisi de varlığını sürdürmüştür (Şek. 39.18). Bunun nedeni ***P. caudatum***'un, oksijence fakir olan su dibinde gelişememiş olmasıdır. Sadece ***P. bursaria***, dipte yaşayan alglerle simbiyotik ilişki kurup, düşük oksijen koşullarında gelişebilmiştir.

Diğer bir denemede, Chicago Universitesinden Thomas Park ve arkadaşları, ***Tribolium*** cinsine ait un güveleri ile çalışmışlardır. ***T. confusum*** ve ***T. castaneum*** aynı un kabı içinde birlikte tutulduğunda, tür-

lerden biri daima yok olmuştur. Rekabetin olduğu sıcaklık ve nem koşulları, hangi türün kazanacağını büyük oranda etkilemiştir. ***T. castaneum*** genellikle sıcak-nemli koşullarda kazanırken, ***T. confusum*** serin-kurak koşullarda kazanmıştır. Ara koşullar hakim olduğunda sonucun tahmini güç olmuş; ancak başlangıçta, kaba diğerinin iki katı sayıda koyulan tür, bu sayısal avantaj ile genellikle kazanan taraf olmuştur. Belirli bir hastalık mevcut olduğunda, etkilenmeyen tür aynı şekilde kazanır. Şans, hastalıklara dayanıklılık ve önceliğin, her biri önemlidir. Doğa, bu deneysel habitatlar gibi tekdüze olmadığından, aynı mikrohabitatda olmasa da, her iki tür doğada varlığını sürdürebilir.

J. H. Connell'in İskoçya kıyılarında midyelerle yaptığı çalışma, nişleri çakışan, ancak birbirinden biraz farklı habitatlarda yaşayabilecek kadar farklı olan iki tür arasındaki rekabete, iyi bir örnektir. ***Chthamalus*** cinsinin bir türü kıyı zonunun daha üst kısımlarını, ***Balanus***'un bir türü ise zonun daha alt kısımlarını işgal eder (Şekil 39.19). İki dağılım arasındaki sınır, kabaca ortalama alçalma ile yükselmenin en az olduğu gelgit düzeyidir.[2] Gelgitler arasındaki dağılımın gözlenmesi, bu iki türün rekabetle mi yoksa, su dışında kalma oranı gibi fiziksel faktörlere verdikleri farklı tepkiyle mi ayrı tutulduklarını açıklamayacaktır.

Yanıt bulmak üzere, Connell yapay olarak biri ***Balanus*** ve diğeri ***Chthamalus***'dan arındırılmış bir alan oluşturmuş. Araştırmacı ***Chthamalus*** larvalarının, ***Balanus***'un artık bulunmadığı, normalde ***Balanus*** tarafından işgal edilen zonun üst kısmında yerleşip geliştiğini buldu. Karşı denemede, ***Balanus*** larvaları, ***Chthamalus*** zonuna yerleşecek; ancak ***Chthamalus*** bulunmasa bile varlığını sürdüremeyecekti. Açıkça, her bir tür diğerinden fiziksel faktörlerle sınırlanmış, kıyı zonunun bir kısmını işgal edecekti. Fakat, fiziksel faktörlerin her bir türün gelişimine izin verdiği ara zonda (kabaca, ortalama alçalma ile yükselmenin en az olduğu gelgit düzeyi ile ortalama gelgit düzeyleri arasında), rekabet her iki türü ayrı tutmuş, genelde ***Balanus***, ***Chthamalus***'u elimine etmiştir.



39.19 İki midye türü arasındaki rekabetin etkisi Her iki türün larvalarının başarıyla yerleşebileceği geniş alana rağmen, ergin evreye ulaşıldığında rekabet çakışmaların çoğunu ortadan kaldırır. *Chthamalus*, ortalama gelgit yüksekliğinin üzerindeki bir zonda sınırlanır.

İki ya da daha yakın ilişkili simpatrik türlerin, nişleri arasındaki farklılığı saptamak her zaman kolay değildir. İlk bakışta, türler kararlı bir şekilde aynı nişi işgal etmiş ve dolayısıyla eleme prensibini ihlal etmiş gibi görünebilir. Fakat daha yakın bir gözlem temel farklılıkları ortaya koyar. Princeton Üniversitesi'nden Robert MacArthur, birbirine yakın akraba, böcek yiyen küçük kuş türlerinin birlikte bulunduğu bir kommüniteyi çalışmış ve bunların beslenme özelliklerinin önemli ölçüde farklı olduğunu bulmuştur. Mersin kuşları[3] daha ziyade ardıç ağaçlarının alt dallarında beslenirken, doru renkli göğüse sahip olanlar ağacın orta kısımlarında, Cape May kuşları ise aynı ağacın tepe kısımlarına doğru ve dalların dış tarafında besleniyorlardı (Şek. 39.20).

[2] İlkbahar gelgiti yarımayda en düşüktür.

[3] Şimdi sarı çalıkuşu diye adlandırılmaktadır.



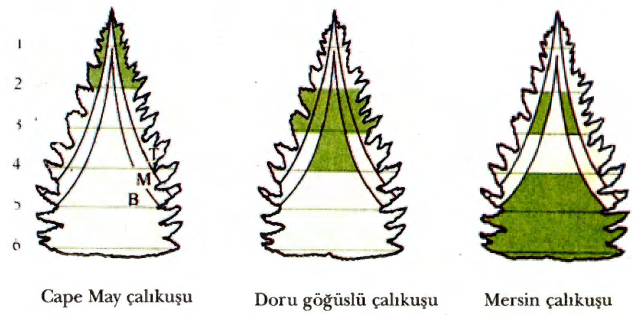
Cape May çalıkuşu



Doru göğüslü çalıkuşu



Mersin çalıkuşu



39.20 Aynı kommünitede yaşayan üç çalıkuşu türünün beslenme nişindeki farklılıklar.
Yukarda: **Cape May çalıkuşları,** ladin ağacının en yüksek dallarının ucunda; **doru göğüslü çalıkuşları** ağacın orta kısmında, **Myrtle Mersin çalıkuşları** daha alt dallarda beslenir.
Üs sağ: Ağacın koyu yeşil kısımlarında, kuşların toplam beslenme zamanlarının yarısını geçirdiği alanlar. T: Dalların uç kısımları, M: Orta, B: Taban, Yükseklik zonları (1-6), 3 m'lik ünitelerde ölçülmüştür.

Karabataklar ve tepeli karabataklar, habitatları ve ekolojik gereksinmeleri çok benzer görünen yakın ilişkili simpatrik kuş türleridir. Fakat, onlarla çalışan, Oxford'dan David Lack, her ikisi de sarp kayalıklarda yuvalanıp, balıklar üzerinden beslenmesine rağmen, karabatakların yamaçlardaki geniş çıkıntılarda yuvalanıp, sığ kıyılarda ve limanlarda beslendiğini, oysa diğer türün dar çıkıntılarda yuvalanıp, açık denizden beslendiğini bulmuştur. Öyleyse bunların nişleri çok farklı olup, aralarındaki rekabet azdır.

Yoğunluğa bağlı sınırlayıcı bir faktör olarak emigrasyon Bazı hayvanlarda artan yoğunluk, kalabalık bölgeden göç ile sonuçlanan fizyolojik ve davranış değişiklikleri yaratır. Daha önce belirtildiği gibi, böyle değişiklikler, pekçok afit türünde gözlenebilir. Koşulların uygun olduğu mevsimlerde, bunlar büyük oranda partenogenetik olarak üreyen, kanatsız dişilerle temsil edilirler. Fakat koşullar kötüleştiği ve rekabet yoğunlaştığında, kanatlı dişiler ortaya çıkar ve doğdukları alandan dışarıya çıkarak büyük bir rekabet avantajı kazanmak için uğraşırlar. Fakat yeni bir habitat aramanın getireceği yüksek risk düşünüldüğünde –uygun bir konakçı bitki– koşullar emigrasyon gerçekleşmeden önce tolere edilemez olmalıdır. Pek çok kemirgen de, populasyon yoğunluğu –ya da daha sıklıkla, hormon düzeyindeki değişiklikler gibi kalabalığın ikincil etkileri– belirli bir sınır değeri aştığında, daha uygun habitatlar aramak üzere göç etmeye programlanmıştır.

Yoğunluktan kaynaklanan fizyolojik ve davranış değişikliklerine ait en iyi bilinen örneklerden biri, bazı çekirge türlerinde özellikle de Avrasya'da ***Locusta migratoria***'da görülen soliter ve göçmen evrelerdir. Göçmen evrenin bireyleri, soliter evrenin bireylerinden daha uzun kanatlara, daha yüksek yağ içeriğine, daha düşük su içeriğine ve daha koyu renge sahip olup, yürümeye, uçmaya ve toplu halde bulunmaya daha isteklidirler. Soliter evre, düşük yoğunluklu populasyonların, göçmen evre, yüksek yoğunluklu populasyonların karakteristiğidir. Populasyonun yoğunluğu yükseldikçe, göçmen evreye gelişen bireylerin oranı da artar; diğer çekirgelerin görüntü ve kokusunun bu gelişme evresinin başlamasında önemli rol oynadığı görülmektedir. Göçmen evre bireylerinin sayısı yeterince arttığında, çok sayıdaki bireyden oluşan sürüler, yollarının üzerindeki bitki örtüsü-

nü tüketerek ve kültür bitkilerini tamamen yok ederek kalabalık alandan göçerler (Şek. 39.21).

Yoğunluğa bağlı sınırlayıcı bir faktör olarak mutualizm Av yoğunluğunun predatör yoğunluğunu ya da predatörün av yoğunluğunu nasıl sınırladığını görmüştük. Dolayısıyla, rekabet eden iki türün ya da parazitleri ve konakçılarının nisbi sayıları da birbiriyle bağlantılıdır. Fakat, iki tür arasında, antagonistik roller oynama yerine, her ikisine de yarar sağlayan, yoğunluğa bağımlı ilişkiler de vardır. Böyle mutualizme en göze çarpan örneklerden biri, ilk kez yaklaşık 1870'de Thomas Belt tarafından keşfedilen bir olay olan, belirli karıncalarla içinde yaşadıkları akasya ağaçları arasındaki ince ilişkidir. İlk bakışta, bu karınca türlerinin konakçılarını sömürdükleri görülür. Bunlar sadece ağacın nektar ve yapraklarını kullanmakla kalmayıp, yuvalarını yapmak için gövde ve sapları da oyarlar. Oysa, daha yakından bakıldığında bu akasyanın, karıncaları barındırmak için özel adaptasyonlar geliştirdiği görülür. Karıncalar tarafından işgal edilmemiş akasya türleri ile kıyaslandığında, dikenleri daha büyük ve oyuk olup (Şek. 39. 22 A), ağaçların normal yapraklarından çok farklı ve çok besleyici olan "Beltian yapıları" denen özelleşmiş yapıları vardır(Şek. 39. 22 B).

Normal "işgal edilmiş" akasyalar ile, karıncaların uzaklaştırıldığı akasyalar arasında karşılaştırmalar, karıncaların, aslında ağaçların varlıklarını sürdürmeleri için gerekli olduklarını ortaya koyar. Karıncalar, akasyaları bitki yiyen böceklerden nisbeten korur, otlayan memelilere saldırmak ve kovmak için biraraya toplanırlar. Ayrıca sarılıcı bitkilerin zarar vermelerini önler ve konakçılarına gölge yapan komşu ağaçların yapraklarını döker. Akasya da, beslediği ve koruduğu karınca türleri için eşit önemdedir. Predatör-av sistemlerinde ve



39.21 Etopya'da göçmen fazdaki çekirgeler.



A



B

39.22 Akasya ağacı ve karıncalar arasındaki mutualistik ilişki
Akasya (*Acacia corigera*), karıncaların (*Pseudomyrmex nigrocincta*) ikamet edeceği gelişmiş, oyuklu dikenler (A) ve besleneceği "Beltian bodies" denilen proteince zengin özelleşmiş sarı yapraklar (B) sağlar.



39.23 Birlikte avlanma

türler arası rekabetteki gibi her birinin yoğunluğu diğerinin yoğun luğunu etkilemelidir; ancak bu örnekte, daha büyük yoğunluk, genç bir ağaç bulabilme ve verimli bir kraliçe tarafından koloni oluşturma olasılığını arttırmakla, her ikisi üzerinde de pozitif bir etkiye sahip olacaktır. Pek çok çiçekli bitkinin ve balarılarının birbirine bağımlı oluşu gibi, diğer mutualizm örnekleri de doğada yaygındır.

Yoğunluğa-bağlı sınırlayıcı faktörlerin fizyolojik temeli İncelemiş olduğumuz yoğunluğa-bağlı faktörlerin belirli fizyolojik temelleri vardır: örneğin emigrasyon, içsel hormonal sinyallerle başlatılabilirken, türler arası rekabet sonucu, ortama fizyolojik adaptasyonlarda ufak değişiklikler olabilir. Kaynaklar için, aşırı yoğunluğun getirdiği şiddetli tür içi rekabet, populasyondaki bireylerin çoğunu, gereksinmelerinden daha az besin ve su ile ya da, rekabet için gerekli işlemler dolayısıyla zayıf bırakabilir. Birlikte bulunduklarında, predatör ve hastalık yapıcı ajanların, daha kolay gözüne çarptıklarından, bireyler böyle fizyolojik streslerin sonucu olarak daha da duyarlı olurlar. Gerçekten, memeli türleri ile yapılan denemelerde populasyon yoğunluğu arttığında, populasyon üyelerinin hem tahrik edici tepkiler, hem de antikor oluşturarak belirgin depresyon gösterdikleri belirtilmiştir. Sonuçta enfeksiyonlara ve parazitizme karşı direnç kaybı meydana gelmiştir.

Artan populasyon yoğunluğunun etkileri, fareler ile çeşitli laboratuvar denemelerinde gözlenmiş, adrenal korteks hipertrofisi ve timus dejenerasyonu görülmüştür. Somatik gelişme baskılanmış, eşeysel olgunlaşma gecikmiş ya da çok yüksek yoğunluklarda tamamen engellenmiş, ergin sıçanların üremesi zayıflamıştır. Üreme üzerindeki etkiler, erkeklerde spermatogenez'de gecikme, estrous döngülerin uzaması, gebelik oranında azalma ve yetersiz süt salgılamayı kapsar. Embriyolarda artan mortalite kanıtları da vardır. O zaman, bireylerin üreme oranlarını değiştiren endokrin geri besleme mekanizmasının etkili olduğu görülmektedir.

Muhtemelen, yoğunluk yükselip saldırgan davranışlar arttıkça, endokrin bozuklukları artar ve üreme oranı düşer, bunun aksine yoğunluk ve saldırganlık azaldıkça, üreme oranı yükselir. Böyle bir kar-

maşık sistemin varlığı, belki de yavrularının hayatta kalma şansları düşük olduğunda, dişileri hamilelik, doğum ve süt vermenin fiziksel baskısından koruyarak, bir şekilde bireylere yararlı olmasındandır. Kuşkusuz, doğada, hayvanlar, şiddetli fizyolojik zarar ortaya çıkmadan önce, yoğunluğu azaltmak üzere adımlar atarlar.

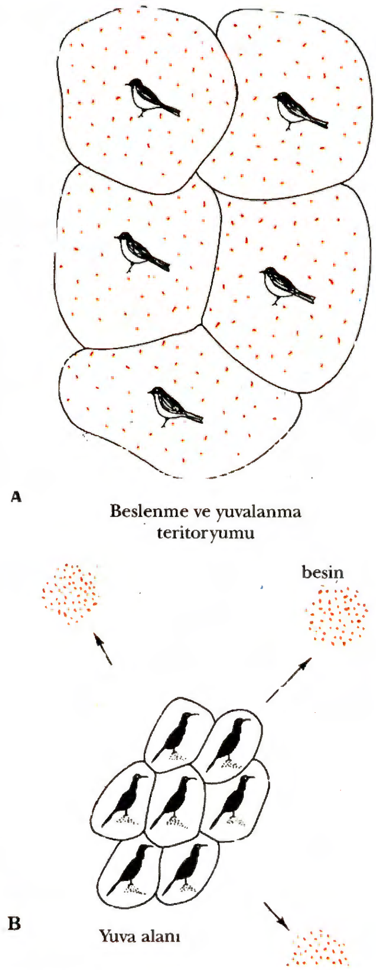
SOSYAL ORGANİZASYON

Belki, pek çok hayvan türünde –özellikle kuşlar ve memeliler– populasyon büyüklüğü ve dağılımını düzenleyen en önemli faktör, sosyal organizasyondur. ***Davranış ekolojisi*** –çevresel baskılara tepki olarak davranışın nasıl evrimleştiğinin çalışılması– için en önemli sorun bazı türlerin (örneğin balarıları) sosyal olmasına karşılık, diğerlerinin (örneğin yaprak yiyen arılar) olmamasıdır. Davranış ekologları, sosyalliğin bir türde, örneğin, üç renkli karatavukta bir formda, onunla çok yakın ilişkide olan kırmızı kanatlı karatavukta ise bir başka formda olmasının nedenlerini de anlamaya çalışırlar.

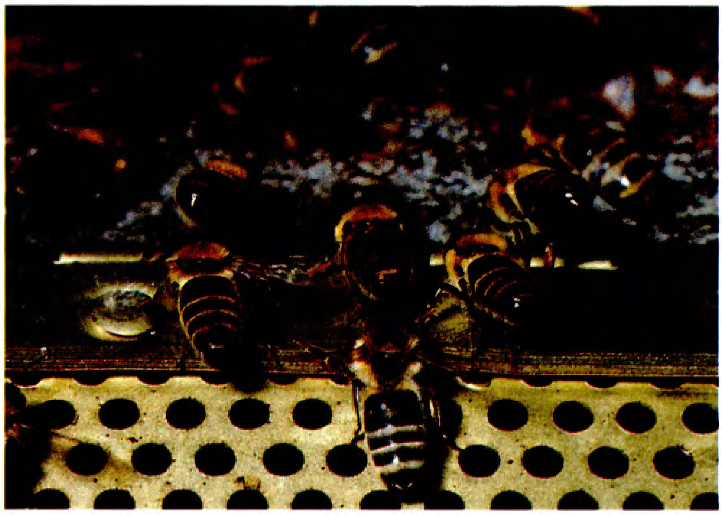
Maliyet ve yarar Daha önce söylediğimiz gibi, çoğu özellikler basit olarak diğer genler üzerindeki seçilimin pleitropik sonuçları ya da filogenik ataletin rastlantısal ürünleri değildir. Bunun yerine, birbirine eşit güçlerle karşı koyan birkaç seçilim baskısının sonuçlarıdır; tümüyle adaptiftirler, çünkü böylesi bir karakterin net değeri, hazırda bulunan alternatiflerin herhangi birinden daha yüksektir. Bu, sosyallikte de geçerlidir. Potansiyel olumsuzlukları kolayca tanımlanmıştır; bu maliyetleri karşılaması gereken olası yararlar, ise pek belirgin değildir.

Belirgin maliyetlerden biri rekabettir: bir türün üyeleri aynı temel nişi paylaşırlar ve bunun sonucu kaçınılmaz olarak, besin, su, eş ve beslenme alanı gibi kaynaklar için belirli oranlarda rekabet ederler. Sosyalleşmenin bir türün üyelerini yakınlaştırması neticesi, bu rekabetin sıklığı artar. Rekabet, zaman ve emek kaybı, yaralanmayla sonuçlanan kavgalar, bireylerden birinin diğerinin yolunu kesmesiyle olan basit sataşmalar ya da aynı çeşit besin için aynı alanda dolaşan hayvanlar arasında verimliliğin azalması şeklinde olabilir. Daha kötüsü, bireylerin biraraya toplanması hastalıkların geçmesini, predatörlere daha fazla maruz kalmayı da kolaylaştırır.

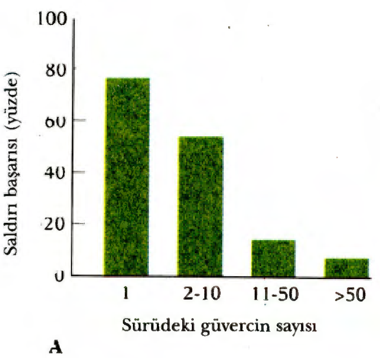
Sosyalleşmede bu olumsuzlukların yanında çeşitli yararlar da vardır. Bunların dengeyi değiştirip değiştirmeyeceği ya da belirli derecede evrime yol açıp açmayacağı ekolojik koşullara bağlıdır. Örneğin, besin elde etme şekline bağlı olarak, grup halinde avlanma bireysel besin alımını artırabilir. Aslanlar, sırtlanlar, afrika yaban köpekleri, tek bir bireyin yalnız yakalayamayacağı kadar büyük avları, topluca avlarlar (Şek. 39.23). Gruplar ayrıca, herhangi bir bireyin tek başına koruyabileceğinden çok daha büyük bir beslenme alanını savunmak için işbirliği yapar. Bu strateji, besin, – örneğin otlayan antilop sürüleri ya da olgunlaşan çim alanları veya önceden kestirilemeyen biçimde meyva oluşturan ağaçlar– tek bir bireyin tüketimi için çok fazla ve bir bireyin güvenilir besin eldesi için çok dağınık olduğu durumlarda seçilmiştir (Şek. 39.24). Gruplardaki bireyler, bazen besinin yönü ile ilgili bilgileri paylaşır (balarıları, bazı baykuşlar, birçok primat) ve bu suretle habitatı daha etkili izlemek üzere gözcü

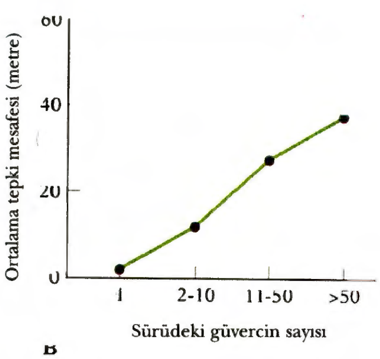


39.24 *Turdus merulla*, (kara tavuk) sosyal sisteminde, besin dağılımının etkisi
(A) Besin, alanda nisbeten eşit dağıldığında, her bireyin beslenme ve üremesi için, kendi alanını savunması, enerji olarak daha etkili olabilir. Bu düzen, bataklık alanları işgal eden ve çıkan böcekler üzerinden beslenen *Turdus iliacus*, (kızıl ardıç kuşu) için tipiktir. (B) Besin, genelde yuvalanma alanlarından uzakta, önceden bilinemeyen kümeli bir dağılım gösteriyor ise, bireylerin koloni içinde sadece küçük yuvalanma alanlarını işgal edip, grup olarak yiyecek peşinde koşmaları daha etkili olabilir. Bu organizasyon tipi, mutual koruma için, birlikte yuvalanan, sürü olarak beslenen türlerde görülür. Sararan otlar ve tahıl tohumları üzerinde besinlerini ararlar.



39.25 Balarıları kovan iç sıcaklığını düzenlemek için işbirliği yaparlar
Bu arılar, havayı kovan girişinin dışına doğru yelpazeleyerek, kovan içi havayı serinletirler, kovan içi sıcaklığı hala yüksek ise, su toplayarak peteklere ve girişe yayıp, tekrar havalandırırlar.





39.26 Güvercinlerde sürü (topluluk) oluşturmanın koruyucu değeri
Sürüde daha fazla güvercin olduğunda, avcı şahinlerin başarılı atak şansı daha azdır (A).
Düşük başarıda ana neden, yaklaşan şahinlerin, tehlikeyi gözleyen daha fazla göz varlığında, daha kısa sürede tanınmasıdır (B).

kullanımı sözkonusu olur. Nihayet, bazı gruplar yuvalarını yapmak ve sıcaklıklarını düzenlemek üzere yardımlaşırlar.

Sosyalleşmeyi getiren en yaygın baskı, savunmadır. Bir hayvan grubu predatörler tarafından daha kolay farkedilse de, düşmanlarını gözlemek için daha fazla göze sahiptir. Bir tehditin erken saptanması, genellikle en iyi savunmadır. Antiloplar, aslanlara göre daha yavaş hızlansalar da, eğer aynı anda start alırlarsa, aslanları yarış dışı bırakabilirler; tüm karasal hayvanların en hızlısı çitalar bile, potansiyel kurbanları kaçışa erken başlarsa, tehdit oluşturmazlar. Çünkü çita dayanma gücünü hızı için harcamıştır. Hatta bir grupta çok sayıda koşan, tekrar tekrar karşılaşılan hedefler predatörü genellikle şaşırtır. Diğer iki faktörde bir rol oynayabilir. Gruptaki daha fazla göz ile her birey zamanının büyük bir kısmını beslenmeye, daha azını ise, tehlikeyi gözlemeye harcayabilir (Şek. 39.26); bazı durumlarda (örneğin, balarıları, yuva yapan kuşlar gibi) ortak savunma mümkündür.

Kaynak kontrolü Kommünitedeki bireylere yarar sağladığında evrimleşecek olan grup yaşamı, populasyonun düzenlenmesi üzerinde büyük bir etkiye sahiptir. Daha önce görmüş olduğumuz gibi, savunulan alanlar, üremeye hazır bazı hayvanları, asıl habitatların dışında tutar. Habitata girmesi engellenenler ya oraya girmek için kavga etmeli (Şek. 39.27) ya da erginleşip daha güçlü oluncaya kadar üremeden vazgeçmelidirler. Bir alanın bir ya da daha fazla işgalcisinin uzaklaştırıldığı denemeler, üreme bölgesindeki herhangibir boşluğun işgale hazır bireylerin oluşturduğu daha büyük bir gezici populasyon tarafından istisnasız doldurulduğunu göstermiştir. Açıkça, alan savunması, populasyon gelişimini düzenleyici etki eder. Bunun ötesinde, pek çok hayvan topluluğunda kimin baskın olacağına karar vermek için evrimleşmiş, geleneksel güç denemeleri tüm hayvanlara yararlı görünmektedir: bunlar zarar riski olmaksızın bir kavganın olası galibini belirler ve bireylerin her besin kırıntısı ya da çiftleşme için yarışma durumunda potansiyel zaman kaybını ortadan kaldırırlar. Anarşi, seçilime uğrayarak elenmiştir, çünkü, gruptaki bireylerin

uyumunu azaltır; sosyal türlerin kendine özgü adetleri ise belirli bir barış düzeyi ve verim getirir.

Grup yaşamı da, kaynakların çok az ya da bozulmuş olduğu ve bireysel alan savunmasının pratik olmayacağı habitatlarda, aynı etkiyi başarabilir. Topluluklar genellikle en azından bir eşeyin ergin birey sayısını sınırlayan bir yapıya sahiptir, fazlalık yapan bireyler kaynakların aşırı tüketilmesini önlemek için gruptan atılır. Birçok durumda grup kontrolü, tek bir üstün bireye düşer; diğer yandan, aslan ve bazı primatlarda olduğu gibi düşmanı yenebilecek birey kalmadığı zaman, kontrolü sağlayabilecek ortaklıklar geliştirilir (Şek. 39.28).

Üreme için kritik kaynakların –besin, su, yuva yapma yeri– kontrolünde çekişmeler, erkek eş seçiminin temeli olup, belirli fenotiplerin diğerlerinden daha başarılı olması nedeniyle gen frekansı üzerinde çok fazla etkilidir. Birçok türde, dişiler, çok eşli erkeklerin alanından dışlanacağından, genellikle güçlü erkeklerle güçlü dişiler arasında kuvvetli eşleşmeler vardır.

Bu genetik ayrışmanın dikkati çeken bir sonucu, pek çok türde populasyon düzenleme biçimi olarak, yavruların eşey oranlarını belirleyebilme yeteneğinin evrimleşmesi olmuştur. Bu yolla, kuvvetli erkeklerin aşırı sayıda yavru sahibi olabileceği türlerde, diğer çiftlerde eşey oranları dişilere doğru kayarken, dominant çiftler daha fazla erkek üretecektir. Benzer şekilde, dominant dişiler onları daha sık besleyerek, erkek soy lehine ayrım yapabilir. Diğer türlerde eşey oranı ve doğum sonrası eğilim halihazırdaki besin düzeyine bağlıdır; koşullar iyi ise, erkekler tercih edilebilir. Kuş ve memelilerdeki eşey oranı manipulasyonunun temeli bilinmemektedir.



39.27 Yabanöküzü habitatında alan savunması
Erkeklerin nisbeten zayıf yurtlarını savunma riski, iki olası yarar sağlar. Eşleşeceği dişiyi bulma şansı vardır ve komşu alanları gözleyerek, şayet sahibi zarar görecek bir durumda ise, daha iyi bir alanı ele geçirmek üzere atak yapabilir.

Altruizm Bir gruptaki her üyenin kendi kişisel çıkarları için hareket ettiğini akılda tutmak gereklidir: işbirliği (birlikte olma) "türler için iyi" olduğundan değil (sosyal davranış hakkında en yaygın yanlış anlaşılma), bireye yarar sağladığı için seçilime uğramıştır.

Altruizm-fedakarlık (ya da biyolojik terimle, üreme potansiyelinin feda edilmesi) muhtemelen gerçekte var olmayan birşeydir ve böyle bir karekterin genleri, akla gelecek tüm şartlarda, derhal yok olacaktır. Yine de, hayvanlar birbirlerine yardım ederler, kuşlar yavrularına bakar, arılar kovanı savunurken ölür, primatlar besin ve yiyecek paylaşır, birbirlerini temizlerler. Bununla beraber, her durumda, bireyler bir genetik kazanç sağlar ya da potansiyel kayıplarını en aza indirirler. Bu özellikle yavru bakımında geçerlidir: gençler, evrimsel başarının biricik göstergesi olarak, ebeveynlerin bir sonraki soya yatırımıdır. Gençlere yatırım, genetik bencilliğin son şekli olan ölümsüzlüğe yatırımdır.

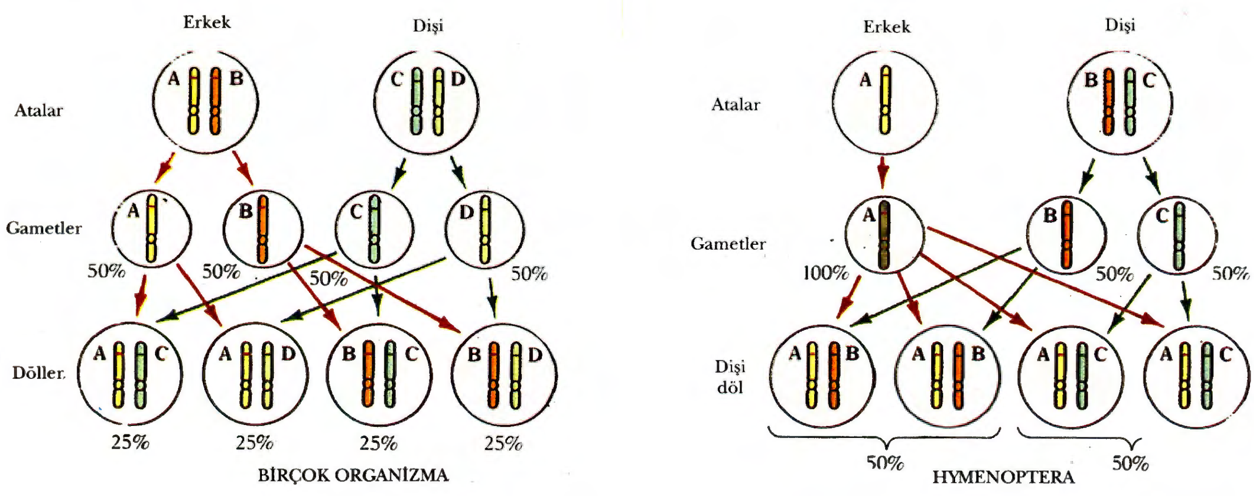
Balarıları ve diğer sosyal böceklerin intihar davranışları pek farkedilmeyen bir olaydır. Londra Ekonomi Okulundan W. D. Hamilton açık bir biçimde kendini feda etmenin sırrını çözmüştü. Araştırıcı, pek çok sosyal sistemlerde barındığı bilinen "altruizm" için, altruizme yol açan sinir sistemi devrelerini kodlayan genlerin, bencilliğe götüren genlerden kısa vadede bile daha başarılı olması gerektiğini bulmuştur. Hamilton, bir genin uyumu ya da başarısının gerçek ölçümünün, ona sahip olan belirli bir bireyin üreyip ürememesi değil, daha çok, o genin gelecek nesilde daha fazla bireyde bulunmasına bağlı olduğuna işaret etmiştir. Bir hayvanın altruistik olmasını ve



39.28 Primat anlaşması
Sağdaki iki baboon, kendisini yalnız savunabilecek; fakat ikisiyle kavgaya isteksiz olan soldaki baboonu tehdit için işbirliği yapıyorlar. Böyle ittifaklar, küçük grupların oldukça büyük kommüniteleri kontrol etmelerini sağlar.

üremeden vazgeçmesini sağlayan genler, altruistik davranışın aynı genleri taşıyan diğer bireylerin uyumunu artırması durumunda populasyonda varlığını sürdürecektir. Şüphesiz, hangi hayvanların genleri paylaştığına karar vermenin en kolay yolu, bireylerin genetiksel olarak ne kadar yakın olduklarının belirlenmesidir: Örneğin, kardeşlerde normalde genlerinin yarısı ortaktır, bu nedenle biri tarafından taşınan herhangi bir gene, diğerinin de sahip olma şansı %50'dir. Benzer şekilde, herhangi bir ebeveyn genlerinin yarısını yavrusu ile paylaşırken yalnız 1/4'ünü torunuyla paylaşır. Kısaca, genetiksel olarak programlanmış altruizmin evrimleşmesi için, verici ve alıcı yakın akraba olmalı ve yarar, feda edilenden çok daha fazla olmalıdır. Örneğin bir bireyin, kardeşinden sağladığı altruistik davranıştan avantajı, onun uğradığı uyum kaybının iki katı olmalıdır.

Hamilton bu **kin seleksiyonu kavramını** –akrabanın uyumunu arttıran altruizm– sosyal böceklere uyguladı. Araştırıcı, Hymenoptera (karıncalar, arılar ve yabanarıları)'ların sıradışı genetik karakterlere sahip olduklarına işaret etti. Organizmaların çoğu, her bir kromozomdan iki kopyaya sahiptir; fakat döllenmiş yumurtadan gelişen erkek Hymenoptera, yalnız birine sahiptir. Normal şartlarda, Hymenoptera dışındaki, iki organizma çiftleştiğinde her biri kromozomlarının bir kopyasını yavrusuna verir. Erkek Hymenoptera ise, yavrularına bütün kromozomlarını nakleder. Sonuçta, bir erkeğin tüm dişi yavruları ebeveynden gelen aynı kromozom serisine ve analarından rastgele seçilmiş yarı diziye sahiptir. Sonuçta, iki dişi kardeşin, genlerinin (şek. 39.29) yarısının ortak olması gerekirken, 3/4'ü ortaktır. Böylece Hymenoptera'da dişi kardeşler, eğer üremiş olsalar, kendi yavruları ile paylaşacaklarıyla kıyaslandığında, birbirleriyle ve ana ve babalarının yeni yavruları ile daha fazla gen paylaşırlar. Böylece, Ha-



39.29 Hymenoptera'da kalıtım
Hymenoptera (karınca, arı, eşekarıları) erkekleri, normal kromozom sayısının yalnızca yarısına sahiptir. Dolayısıyla, iki dişi kardeşin anadan gelen kromozomlarının aynı olma şansı yalnız % 50 iken, babalarından tamamen aynı kromozom setini alırlar. Sonuçta, dişi kardeşler analarından ziyade, birbirlerine benzerler.

milton, kardeşlerin yaşayabilirliklerine yöneltilmiş altruizm genlerinin – örneğin, kendi döllerine sahip olma yerine, onları genç kardeşlerinin beslenmesine sevkeden– frekansının bu böceklerde artacağı sonucunu çıkartmıştır.

Hamilton, genetiksel olarak daha iyi tanınan türler arasında bile, şartların altruistik davranış için seçilime neden olabileceğini ileri sürmüştür. Sonraki araştırmalarda yeraltında yuva yapan sincaplarda durum iyi anlaşılmıştır. Bu canlılar ot ve tohumla beslenir, yalnızca kısa yaz boyunca, dağ habitatlarında aktif olup, senenin yaklaşık 2/3'ünde hibernasyona girerler. Bu aylarda dişiler, davetsiz yer sincaplarına karşı alanlarını savunurlar. Ayrıca, predatörler yaklaştığında sadece belirli dişiler uyumlu alarm sinyalleri vererek, kendilerinin saldırıya uğrama tehlikesini arttırırlar (Şek. 39.30). Erkekler üretken dişiler için savaşırlar ve genelde birkaç yaşlı birey başarılı olur. Sonunda, genç dişiler alan savunmasının üstesinden gelip, doğum yerlerinin yakınında küçük gruplar halinde toplanarak, hibernasyona girerlerken, erkekler dağılırlar ve kışı yalnız geçirirler.

Kin seleksiyonu hipotezinin sağladığı model olmadan, yer sincaplarının bu karmakarışık davranışları pek anlam taşımaz. Cornell Üniversitesinden Paul Sherman, yüzlerce yer sincabını ve yavrularını yıllarca işaretleyerek, ilişkilerini gözlemiş ve sosyal organizasyonu sınıflandırmayı başarmıştır.

Araştırma, mortalitenin en büyük kaynağının, dağlık habitatlarda beklenmeyen uzun ve soğuk kışlar olduğunu ortaya koymuştur. Ayrıca, çakal, porsuk, ayı, sansar ve şahin tarafından avlanma sonucu her yıl populasyonun %5-10'u yok olmaktadır. Kavgalar, erginlerin diğer %5-10'unu ve erginler her yıl kabaca gençlerin %10'unu öldürür.

İlk kış hayatta kalabilme, yeterli besin kaynağının kontrolü, predatörlere ve saldırgan tür'lere karşı korunma ve erken üreme, yer sincaplarının uyumunda yaşamsal önem taşır. Üretken bir dişi, onunla çiftleşmeye yetecek sürede, diğer erkekleri püskürtebilecek erkeği kabul eder. Genelde bu erkekler daha büyük ve yaşlıdır, dolayısıyla kazanan erkeğin genlerinin uyumu, dişinin pasif davranışı sayesinde, genetik bilginin yarısının yavrularında korunması ile kanıtlanmıştır.

Sincaplar, muhtemelen yeryüzündeki birinci ya da ikinci günlerinde akrabalarını tanımayı öğrenirler. Anasının yaşama alanında düzenli karşılaşılan herhangi bir sincap, büyük bir olasılıkla akrabadır. Hamilton'un kin seleksiyonu teorisine göre, sincaplar akraba bireylere yönelmiş düşük riskli altruizmi seçme durumundadırlar.

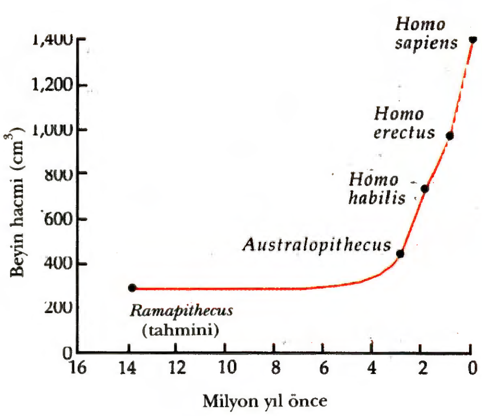
Aslında, işaretleme çalışmaları ve kan testlerinden gelen akraba kayıtları dikkatli incelendiğinde, dişilerin akrabalarına yardım için küçük riskler aldığı anlaşılmaktadır. Bunların sosyal organizasyonu, kışı geçirme, besin kıtlığı, predasyon ve yeni doğanların ölmesi gibi zorluklara karşı yardımlaşmayı sağlar. Grup hibernasyonu, sıcaklığı paylaşarak kışın yaşamı sürdürebilmenin, etkili ve düşük riskli bir yolu olup, programlanmış akraba tolerasyonu, yalnızca akraba dişilerin bu şekilde yardımlaşabileceği anlamına gelir. Yalnızca akrabaların –kardeşler, analar, dişi yavrular ve yavruları– sıcak mevsimlerde besin paylaşmalarına izin vardır. Diğerleri saldırıya uğrar. Böylece, dişi yer sincaplarının davranışındaki ilginçlik yani, sadece bazı sincaplarla besin ve alan paylaşımı, akrabalığa dayalıdır. Uyarı çağrıları, erkekler



39.30 Alarm çağrısı veren bir yer sincabı
Alarm çağrıları, hava ya da kara predatörleri yaklaştığında yapılır, herbiri için, farklı bir çağrı vardır. Alarm çağrıları, yakında akrabaları olan, dişiler tarafından yapılır.



39.31 **Penguenlerde yardımlaşma**
Herbir hayvan, diğerinin, ulaşamayacağı yerlerini temizler (tımar eder).



39.32 **İnsanda beyin büyüklüğünün evrimi**
Evrimsel çizgide, insana doğru beyin kapasitesi, son birkaç milyon yılda olağanüstü oranda artmıştır. Vücut büyüklüğü gibi değişkenler dışlandığında, beyin hacmi, beyin özelleşmesinin kaba bir ölçüsüdür. Seleksiyonun, son dönemlerde, zeka dediğimiz çeşitli özelleşmeler lehine olduğu görünmektedir.

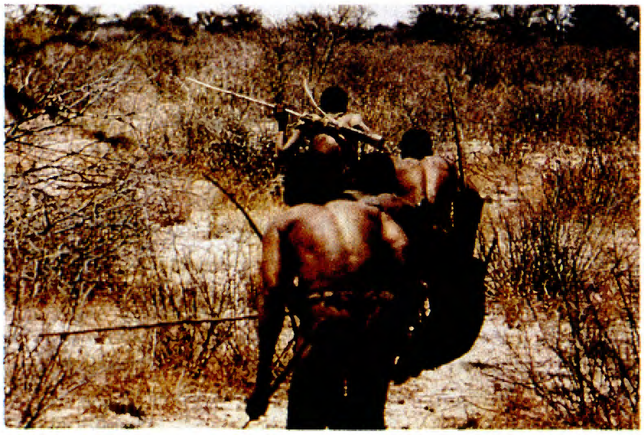
ve gençlerden çok, daha yaşlı dişiler tarafından yapılır ve dişinin yakındaki akrabalara böyle bir uyarının avantajı, kendisinin maruz kaldığı riski ağırlaştırır. Sonuçta, yavrular, yakınları tarafından değil, rekabetin azalmasından yarar sağlayacak olan evsiz sincaplar tarafından öldürülür. Böylece, akraba dişiler, diğer hayvanları kovmak için işbirliği yaparlar. Akraba seçilimi yaygın olarak görülmesine ve sosyal hayvan davranışlarının çoğunu açıklamasına karşın, Hamilton'un hipotezinden esinlenen çalışmalar, akrabalığın açık altruistik davranışta ana faktör olmadığı pek çok durumu ortaya çıkarmıştır.

Bu örneklerin çoğunun ardındaki itici güç, karşılıklı ilişkilerdir. Bir hayvanda, akraba olmasa da, diğer hayvan lehine, sonuçta geri ödeme beklentisiyle yapılan bir davranış **resiprokal altruizm** adını alır. İki sosyal hayvan, birbirlerinin ulaşamadığı yerleri tımar etmede, işbirliği yapabilir (Şek. 39.31). Resiprokal altruizm'de hayvanlar yardıma karşılık vermeye istekli olmayan hilekarları tanıyabilmeli ve onları ayırabilmelidir. Bunların cezalandırılmasındaki başarısızlık, genellikle bu bencil strateji ile ilgili genlerin kaçınılmaz olarak daha iyi uyum göstermesiyle, resiprokal altruizmin populasyonda kalıcı olamayacağı anlamına gelir. Bu yüzden, resiprokal altruizm, daha çok bireylerin birbirlerini tanıyabilecekleri küçük gruplarda görülmektedir.

Altruistik sandığımız davranışların son aşamada bencillik olduğunun anlaşılması, morfolojik, fizyolojik ya da davranışsal özelleşmeler gibi içgüdüsel davranışın, onu kodlayan genlerin uyumunu artırdığını gösterir. Bildiğimiz kadarıyla, türler için iyi olan asla direk olarak seçilmez, populasyon düzenlenmesinde olduğu gibi, sosyal organizasyonun raslantısal bir sonucudur.

İnsan ekolojisi İnsan türü, yüksek zeka (en azından beyin hacmi; Şek. 39.32) için kuvvetli seleksiyon baskısı altında, avcı ve toplayıcı gruplar olarak evrimleşmiştir. Modern avcı gruplar üzerindeki çalışmalar, ilk insanların ekolojisini kavramamıza yardım eder. Bu insanlar 10-20.000 yıl kadar önce diğer insan kültürlerine yayılmış olan tarım bitkilerinin kültürü ve hayvanların evcilleştirilmesi için gerekli teknoloji ve sosyal düzenlemelerden yoksundu. Harvard'tan E. O. Wilson'a göre, geçmişte bu insanlar: mülkiyet hakları, vücut süsleri, akraba ile zina tabuları, eşeysel roller, ayinler, tür için savaş ve doğa üstü inanışlar gibi evrensel insan davranışlarını sergilemişlerdi. İlkel kabileler, en iyi, Güney Afrika'da Kalahari çölünde yaşayan !Kung kabilesi ile anlaşılmıştır. (Burada !, alfabesinde mevcut olmayan bir dil grubunu ifade eder). Son 20-30 yılda, aşırı biçimde avcılığa ve toplayıcılığa bağımlı olan !Kung gruplarının sayısı sıfıra düşmüş durumdadır. Evrenselliği iddia edilen tür içi savaşların geleneksel !Kung kültüründe olmadığı ve !Kung habitatının ilk insanların yaşadığı diğer yerlerden çok daha az kaynağa sahip olduğu ilginçtir !Kung kültürüne ilişkin son 20-30 yılda toplanmış bilgilere dayandırılan veriler Toronto Üniversitesi'nden Richard B. Lee tarafından derlenmiştir.

Geçmişte, diğer insan topluluklarının üyeleri gibi, ergin bireyler genel olarak monogam çiftler oluşturmuş ve büyük oranda yavrularına yatırım yapmışlardır. Sütle besleme genellikle üreme döngüsünün yeniden başlamasını geciktirdiğinden, çiftler için iki çocuk ara-



A



B

39.33 İnsan toplayıcılar
Avcılık (A) ve toplayıcılığa (B) bağlı Kung grupları.

sı aşırı düşük bir r_{max} stratejisi gösteren 3-4 yıllık bir dönemdir. Yalıtılmış çiftler halinde yaşama eğiliminde olan !Kunglar, monogam olan diğer hayvan türlerinin aksine, 20-30'luk gruplar halinde yaşamıştır. Bu gruplar, su kaynakları çevresinde yaklaşık 500 km^2'lik savunmasız alanları işgal etmişlerdir. Gruplar arası değişim sık olup, bireyler günlerce hatta haftalarca diğer takımları ziyaret ederlerdi. Kadınları meyve ve sebze topluyor, erkekleri ise küçük gruplar halinde avcılık yapıyorlardı (Şek. 39.33). Toplama, avcılıktan daha etkili olduğundan, erkeklerden birkaç saat az çalıştıkları halde, kadınlar protein ve karbohidratın %60'ını almışlardı. Elde edilen miktar olarak daha az olmasına karşın, avcılık, önemli aminoasit, vitamin ve minaralleri sağlamaktaydı. Her iki kaynaklı besinde mevsimsel olduğundan, mevsimlerin ritmi !Kung sosyal organizasyonunu kontrol etmiştir. Sınırlayıcı faktör su olmuştur. Yağışın yaklaşık %95'i, altı aylık peryod boyunca düştüğünden, her yıl uzun bir kuraklık peryodu vardır. Yağmurlu mevsimlerde grup fındık ormanında yerleşerek, 15-20 km'lik mesafede sebze, meyve ve çerez toplamaktaydı. Kurak mevsimin yaklaşması ile, !Kung grupları güvenilir su kaynaklarına çekilir, gelecek yağmur mevsimine kadar bulabildikleri besinlerle idare ederlerdi.

Hayvanların çoğunda olduğu gibi, !Kung davranış ekolojisinde belirleyici olan, besin çeşitliliği ve yoğunluğu idi. Toplama, ana bir kamptan yapıldığından, grup büyüdükçe, populasyonu desteklemek için daha fazla alandan ve daha uzak mesafelerden ürün alınması gerekmekteydi. Bundan dolayı, toplama tek bir aktivite olsaydı, gruplar



39.34 Zehirli oklarını hazırlayan bir avcı Kung

çok küçük olacaktı. Avlanma grubun büyüklüğünü arttırma eğilimindeydi. İnsanlar normalde çiftler halinde avlanıyordu ve ekipler genellikle avı bulup, öldürmede başarısız oluyordu. Avcı sayısının artması bunlardan en azından birinin başarılı olma şansını arttırıyordu. Tek bir antilop, yaklaşık 200 kg. et sağladığından, iki hafta boyunca 30'luk bir grubun gereksiniminden daha fazlaydı, avlanan çift sayısında artış, bütün olarak grubun yiyeceğini önemli ölçüde arttırabilirdi.

!Kung sosyal organizasyonu gruplar arasında ve içindeki resiprokal altruizme bağlıdır. Bu grup içinde, avcı ve toplayıcılar besini günlük olarak paylaşacaklardı ve yağmurun düzensizliği, bir grubun bazı yıllar komşu gruptan suyu borç alması gerektiği, bazende kendisininkini borç vereceği anlamına geliyordu. Bu altruizmin temeli, kısmen akrabalık gibi görünmektedir. Gruplar, kompleks akraba toplulukları olup, liderlerin seçimi büyük ölçüde akrabalıkla belirleniyordu. Diğer grubun alanını ve suyunu kullanma talepleri, kaçınılmaz olarak akrabalarla yapılmaktaydı ve ziyaretler daima akrabanın, akrabayı ziyareti şeklinde olmaktaydı. Güçlü kültürel gelenekler de grup bağlılığında büyük önem taşıyordu. Avcılık ve toplayıcılık, tahta oymacılığı, ağların örülmesi, matara, torba, kapanların, mızrakların, yayların, zehirli okların (Şek. 39.34), bıçakların yapılması, ateş ve benzerlerinin bir gruptan diğerine geçirilebilen teknolojisine bağlıydı.

Kültürün, binlerce yıldır insan ekolojisinin çok önemli bir bileşeni olduğu ve türümüzün evrimini, evcilleşmenin keşfine kadar büyük oranda etkilediği açıktır. Bugünkü davranışımızın bu ilkel yaşama olan adaptasyonlardan nasıl etkilendiği, davranış ekologları için çelişkili; fakat, can alıcı bir sorudur.

BİYOTİK KOMMÜNİTE

Populasyonlarla ilgili tartışmalarımızda, türleri, predatör, av, mutualistler ya da nişleri çakışan türler olarak, tek ya da çiftler halinde gördük. Çevreyi ise, karşısında çeşitli türler arası ve tür içi ilişkilerin cereyan ettiği, az ya da çok durgun bir arka perde gibi düşündük. Bazı durumlarda, bu dar bakış, doğru olabilir. Oysa, daha geniş açıdan bakıldığında, bir türün genellikle, bazı türlerle ilişkide olduğunu, çok daha fazlası tarafından da dolaylı olarak etkilendiğini kabul etmeliyiz. Ayrıca, çevre statik değildir, habitatlar devamlı, bazen bir gecede bile değişebilir ve sonuç olarak, çok farklı seleksiyon baskıları ortaya çıkar. Bu bölümde, bu karmaşık ilişkilerin populasyonların biyolojilerini nasıl etkilediklerini inceleyeceğiz. Bazı kaynakları paylaşan, bazıları için rekabet eden, aynı alanı işgal eden bitki, hayvan ve diğer türlerin oluşturduğu biyotik kommünitenin üyeleri arasındaki ilişkilerle başlayacağız. Biyotik kommüniteler, kendilerine özgü yapı ve fonksiyonel ilişkileri olan, yaşam birimleri olarak düşünülebilir. Bu kommünitelerin, ve hangi yollarla çevresel değişikliklere nasıl yanıt verdikleri üzerinde duracağız.

BASKINLIK, ÇEŞİTLİLİK VE KOMMÜNİTE KARARLILIĞI

Görmüş olduğumuz gibi, kommüniteyi oluşturan türler, rekabet, predasyon, mutualizm ve benzeri gibi iyi, ya da kötü çok çeşitli yollarla birbirlerini etkilerler. Belirli olmayan uzak tür ilişkileri de bir kommünite için çok önemli olabilir. Washington Üniversitesinden R.T. Paine tarafından, Mukkaw körfezinde, 15 tür deniz omurgasızından oluşan bir kıyı kommünitesi üzerinde yapılan çalışmayı ele alalım. Bu kommünitede en üst predatör bir deniz yıldızı, *Pisaster ochraceus*'dur. Paine, denizyıldızını bir alandan çıkarıp, diğerinde bıraktığında, birinci alandaki tür çeşitliliğinde çok temel değişiklikler meydana gelmiş, 15 türden yalnız 8'i kalmıştır. Rekabet eden midye türünden biri, yapışacağı bölge denizyıldızı tarafından diğer organizmalardan temizlenmediğinden ve kalan alan için diğer midye türü daha iyi rekabet etmiş olduğundan, elimine olmuştur. Sünger ve predatörü de, denizyıldızının üzerlerindeki dolaylı etkisi yüzünden yok olmuşlardır.

Bir kommüniteden istenmeyen türleri uzaklaştırma çabaları, genellikle diğer organizmalarla olan gizlenmiş bağlantıları ortaya çıkarır ve kommünite kararlılığının dayandığı kompleks ilişkileri çarpıcı bir biçimde gösterir. İlginç bir örnek, bazı alanlarda populasyonun %90'ının hastalıktan zarar gördüğü, Malezya Borneo'da, malarya vektörü sivrisinekleri yok etmek için Dünya Sağlık Örgütü (WHO) tarafından düzenlenen bir kampanyadır. Sivrisinek kontrolü, kasabadaki kulübelerin içlerine, iki güçlü insektisit olan DDT ve Dieldrin püskürtülerek başarılmış ve malaria gerçekten yok edilmiştir. Fakat, kısa bir süre sonra kasabalılar, kulübelerinin sazdan yapılmış çatılarının çürümeye ve çökmeye başladığını farketmişlerdir. Araştırmalar, sadece DDT ile ilaçlanmış kulübelerde görülen bozulmaya, normal olarak saz damlarda küçük sayılarda yaşayan bir güve larvasının neden olduğunu göstermiştir. Sazları yiyen güve larvaları, DDT püskürtülmüş besinden kaçabilirken, güvelerin doğal düşmanları olan parazitik arılar DDT'ye çok duyarlı idi. Sonuçta, sazları yiyen larva populasyonunda önemli bir artış ortaya çıkmıştı.

Binlerce çatının yıkılması yeterince trajikti; fakat potansiyel olarak daha ciddi yan etkiler de söz konusu idi. Hamamböcekleri ve küçük ev kertenkelesi geko, kasabadaki kulübelerin normal sakinleri idi. DDT bulaşmış hamamböcekleri, kertenkele tarafından, onlar da ev kedileri tarafından yeniyordu. Kediler, insektisit birikiminden zehirlenerek, öldüler. Ardından leptospirosis, tifus ve veba gibi hastalıkların potansiyel taşıyıcısı olan sıçan populasyonunda patlama meydana geldi. WHO ve İngiliz Hava Kuvvetleri tarafından, kedi populasyonunu restore etmek için kasabaya paraşütle kedilerin indirildiği operasyonlar gerçekleştirildi. Kedi populasyonunun yenilenmesi ile sıçanlar ve bunların neden oldukları ciddi hastalıkların tehlikesi yatıştırıldı.

İstenmeyen sonuçlar, çok yaygın olsa da, kontrol çalışmaları her zaman böyle komplikasyonlar yaratmaz. Çevrede hızla parçalanan ve toksisiteleri daha seçici olan insektisitler geliştirilmiş olup, bunlar biyolojik kommüniteler için daha az yıkıcıdırlar. Bununla birlikte, za-

rarlıların doğal predatör, parazit ve patojenlerini kullanmak yoluyla yapılan biyolojik kontrol daha fazla tercih edilmektedir.

Ekologlar, Mukkaw Körfezinde denizyıldızı, ya da Borneo'daki parazitik yaban arıları gibi kommünitede bir ya da iki tür tarafından oynanan can alıcı rolü gözönünde bulundurarak, her bir türün önem değerini tayin etmek istemişlerdir. Böyle bir yöntem insan müdahalesinin ne gibi çevresel etkileri olabileceğini önceden kestirmemize yardımcı olabilir. Fakat, burada "önem" kavramı nasıl değerlendirilecektir?

Eğer, üzerinde durulacak olan yoğunluk ise, en büyük önem, en yoğun türe verilecektir. Oysa, bir ormanda en yoğun bitki türü, büyük ağaçların altında yetişen küçük çalılar olabilir; tüm kommünitenin yapısı değerlendirildiğinde, çalılar değil, büyük ağaçlar açıkça baskın türlerdir. Bir sonraki bölümde göreceğimiz gibi, alternatif yöntem, verimliliğin vurgulanmasıdır, bu kommünitedeki enerji ve madde akışında türlerin konumunu değerlendirmede daha iyi bir ölçü gibi görülmektedir. Fakat bu yaklaşım da daha önce değinilen denizyıldızı ya da parazitik yaban arıları gibi predatörlerin oynadığı düzenleyici rolü yeterince ortaya koyamamıştır. Sayıca nisbeten az olsalar da, bu organizmalar kommünitelerinin anahtar üyeleridir ve uzaklaştırılmaları genel kommünite değişiklikleriyle sonuçlanır. Bu nedenle bir kommünitede "önem", yoğunluk, verimlilik ve diğer türler üzerinde bireysel etkinin kombinasyonlarının bir sonucu olarak ele alınmalıdır.

Her iki örnekte de, tek bir türün uzaklaştırılması büyük kommünite karışıklıklarına neden olmuştur. Geçmişte, pek çok ekolog daha fazla türün ve bu nedenle daha fazla alternatif ilişkinin bulunduğu karmaşık kommünitelerde daha büyük bir kararlılık olabileceğini kabul etmekteydi. Örneğin böyle bir kommünitede, predatör türlerin avlanacak pek çok türü vardır ve birinden diğerine geçebildiklerinden, bunlardan herhangi birindeki bolluk değişimlerine daha az duyarlı oldukları düşünülmüştür. Aynı şekilde, av, birkaç farklı predatörün hedefi olabilir, böylece yoğunluk düzenlenmesi tek bir predatöre bağımlı değildir.

Bununla birlikte, Princeton Üniversitesi'nden Robert M. May'ın öncülüğünü yaptığı teorik çalışmalar, tam tersi bir eğilimi göstermektedir: Kuramsal bir kommüniteye türler eklendikçe, kararlı gruplaşmalar giderek seyrekleşir. Bunun ötesinde, yeryüzünün en kompleks ve en zengin kommüniteleri olan tropikal kommünitelerin, ılıman zon kommünitelere kıyasla, daha çabuk toparlanamadığı ortaya çıkmaktadır.

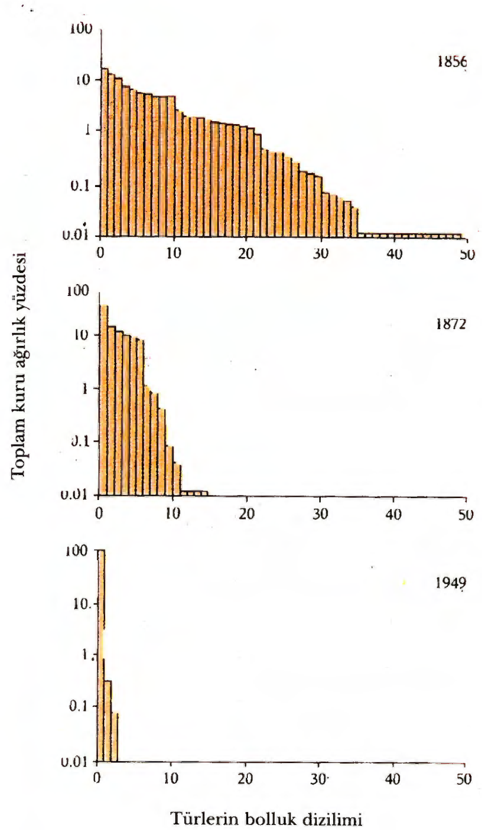
Bugün, ekologların çoğu, artan tür çeşitliliği ve ilişkilerin karmaşıklığının, kommünite stabilitesini artırdığı görüşünü reddetmektedirler. Basit bir kommünitenin bir müdahaleye yanıtı, daha ani ve şiddetli olabilir; fakat böyle bir kommünite kendini daha çabuk toparlayabilir. Buna karşıt olarak, kompleks kommünite, bozulmalara bazen daha az çarpıcı yanıtlar verebilir; fakat, içindeki karşılıklı ilişkilerin çok olması nedeniyle, etkiler, çok sayıda küçük, ama önemli bozukluklara neden olarak, uzun bir süre dalgalanmaya devam edebilir. Öyleyse hangi kommünite daha kararlıdır? Şiddetli yanıt veren;

fakat çabuk kendine gelen basit kommüniteler mi, yoksa daha az şiddetli yanıt veren; fakat etkilerin uzun dönem boyunca devam ettiği daha kompleks kommüniteler mi? Yanıt, kuşkusuz, kararlılığın nasıl tanımlandığına bağlıdır. Hatırlanması gereken nokta, tür çeşitliliğinin ve kommünite kompleksliğinin, doğrudan ve basit bir şekilde olmasa da, kommünitenin müdahaleye tepki verme şeklini etkileyecek olmasıdır.

Burada değinilmesi gereken diğer konu, fiziksel çevrenin karmaşıklığıdır. Rekabet eden ya da av-avcı sistemlerindeki türlerin basit laboratuvar kültürlerinde, ***Paramecium*** ve un böceklerinde gördüğümüz gibi, daima türlerden birinin yok olması sözkonusuydu. Fakat, eğer kültürdeki fiziksel ortam daha çeşitlendirilmiş olsaydı, basit laboratuvar sistemlerindeki ani dalganmalar azaltılabilecek ve yok olma süresiz olarak ertelenebilecekti. Bu şekilde, ortamın yapısal çeşitliliğinin kommünite kararlılığını kolaylaştırdığı görülmektedir.

Biyolojik kommünitelerde insan müdahalesi çoğunlukla, hem tür çeşitliliğini (Şek. 39.35), hem de yapısal karmaşıklığı azaltıcı bir etkiye sahiptir. Sonuç, kommüniteyi değişen koşullara yanıtta aşırı dalgalanmalardan uzak tutmaktır. En önemli örnek, geniş alanlarda sistematik olarak diğer tüm bitkiler dışlanırken, tek bir bitkinin ekimi olan monokültürler ile modern tarımın yarattığı oldukça yapay kommünitelerdir. Çok kararsız olan bu kommüniteler, sürekli itina ile böcek ve akar enfeksiyonlarının, salgın hastalıkların ortadan kaldırılması, toprak verimliliğinin sürdürülmesi, yabani otların temizlenmesi için çok enerji harcamak suretiyle sürdürülebilir. Denemelere göre, çok türlü tarım alanları, zararlı ve hastalıklara karşı büyük dirence sahiptirler; fakat böyle kültür bitkilerinin dikilmesi ve hasatı için geleneksel tarım makinalarının kullanımı zor ve pahalı olduğundan geniş ölçekli tarım uygulamalarında henüz pratik değildir.

Çevre kirliliği, monokültür tarıma kıyasla kommünite basitleştirmesinde daha az etkili olsa da, tür çeşitliliğini azaltır ve böylelikle besin zincirini kısaltarak kommünite kararsızlığını artırır. Üst predatörler genellikle, ortadan kalkan ilk türdür. Predatörlerin gitmesi ile, bir ya da daha fazla av türü kontrolsüz biçimde ürer ve habitattaki bozulmayı arttırır. Böylece habitatı diğer türler için uygunsuz, hatta bazen aşırı üreyen türün kendisini sürdürmesi için bile yetersiz hale getirir.



39.35 Ekosistemdeki tür çeşitliliği üzerinde insan müdahalesinin etkisini gösteren bir çalışma İngiltere'de Rothamsted Experimental Station'da, deneysel otlak alanında, 1856'dan beri azotlu gübreler uygulanmaktadır. Deney başladığında, alanda 49 tür yetişiyordu (üstte), 1872'de bu sayı 15'e düştü (orta). 1949'da ise yalnızca 3 tür kaldı (altta). Bu sonuç, geriye doğru giden, süksesyonu andırmaktadır. Muhtemelen, bir ekolojik faktör -dıştaki azotu hızlı kullanma yeteneği-, diğerlerinin harcamalarını baskıladığından, kommünite çeşitliliği azalmıştır.

EKOLOJİK SÜKSESYON

Süksesyonun yapısı ve nedenleri Süksesyon, kommünitelerin sıra ile birbirini izlemesi olayıdır. Zamanla, belirli bir alandaki, baskın türlerin diğer türlerle yer değiştirmesini kapsar. Eğer bir çiftçinin tarlası, nadasa bırakılırsa, ilk yıl, bir yıllık yabani otlar yetişecektir. İkinci yıl birçok çok yıllık otlar ortaya çıkar, bunlar üçüncü yıl daha da yaygınlaşır. Bununla birlikte, otlar, yerlerini kısa zamanda, dominant tür olarak odunsu çalılara bırakır ve sonuçta bunlarda ağaçlarla yer değiştirir. Ya da bir göl kurursa, kumlu dip kısmı, daha sonra ağaçların yerleşeceği, otlarla kaplanır.

Değişikliğin nedeni nedir? Süksesyon niye olur? İklim olamaz;

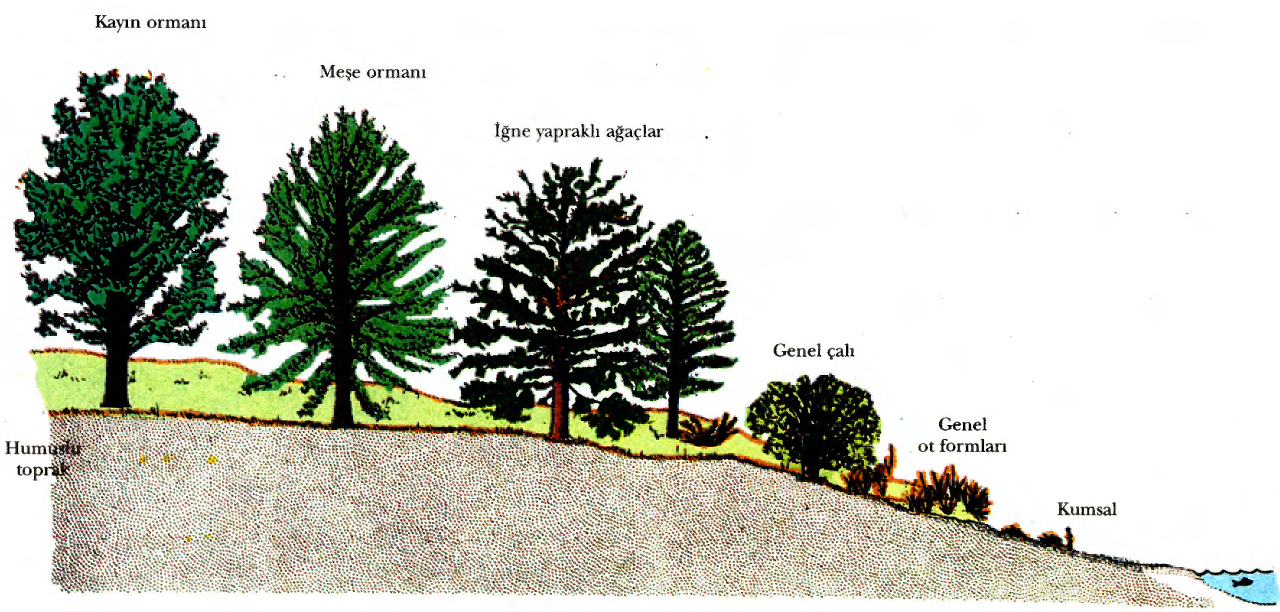
çünkü iklim aynı kalsa bile, süksesyon olacaktır. İklim değişiklikleri, bazı kaynakları kullanım dışı bırakarak süksesyonu hazırlayan değişiklikleri başlatabilir ve iklim hangi türlerin diğerini izleyeceğini belirlemede büyük bir faktör olabilir; fakat, süksesyon olayının başka nedenleri olmalıdır. Yaygın görüşe göre, en önemli neden kommünitelerin bizzat kendisi tarafından yaratılan fiziksel çevrenin modifikasyonudur. Süksesyona uğrayan kommüniteler, bulundukları alanı kendileri için daha az, diğer kommüniteler için daha fazla tercih edilebilir biçimde değiştirme eğilimindedirler. Sonuçta, süksesyondaki her bir kommünite, kendi yok oluşunun tohumlarını eker.

Primer süksesyon olarak bilinen bir süreç olan, yeni oluşmuş kara benzeri kum tepesi ya da lavlar üzerinde öncül kommüniteler tarafından başlatılan değişiklikleri düşünün. ***Sekonder süksesyon*** otların, çalıların ve ağaçların süksesyonuna yol açacak şekilde orjinal kommünite bozulduktan sonra (orman kesilmesinde olduğu gibi) kommünitenin yeniden oluşmasını kapsar. Primer süksesyonda, siyanobakteriler ve alglerin dominant olduğu ilk kommüniteler, yüzeyde toprağın ilk izlerini yaratacak bir döküntü tabakası oluştururlar. Bu tabakanın birikmesi, yağmur suyu akışını, yüzey sıcaklığını ve parçalanmış organik madde olan humus oluşumunu etkiler. Humusda toprak gelişimine katkıda bulunur ve bu şekilde toprağın su tutmasını, pH ve havalanmasını, besleyici mineralleri, toprak organizmalarının çeşitlerini etkiler. Fakat, bu değişiklikleri yaratan öncül kommünitelerin organizmaları yeni koşullar altında başarılı olmayabilir ve daha bol besleyici ve su tutan alanda daha başarılı olan rakipleri ile yer değiştirebilirler.

Süksesyonu oluşturan habitat modifikasyonlarının çoğu, canlı organizmaların etkisinden kaynaklansa da, diğer güçlerin de katkısı olabilir. Fiziki coğrafya değişiklikleri bunlar arasındadır. Örneğin bir akarsu kanalındaki derinlik, bataklığın daha iyi drene olmasını getirebilir ya da aşırı akan bir akarsu, tabana doğru mil birikimini arttırabilir. Böyle değişiklikleri kısa sürede, vejetasyon değişiklikleri izleyecektir.

Habitat değişiminin –ister organizmaların etkisiyle, isterse fizyocoğrafik değişikliklerle olsun – ekolojik süksesyonu tümüyle açıklayamadığı görüşü giderek yaygınlaşmaktadır. Vejetasyondaki değişiklikler yanlızca bazı türlerin daha kolay dağıldıklarını ve daha hızlı büyüdüklerini gösterir. En sonunda ağaçlar dominant olsa da, henüz terkedilmiş bir çiftliğin tek yıllık otsu bitkileri, yavaş büyüyen ağaç fidelerine kıyasla, öncül kommünitenin çok daha önemli üyeleri olacaktır.

Bazı süksesyon örnekleri Ayrıntılı çalışılan ilk primer süksesyon örneklerinden biri Chicago Üniversitesinden H. C. Cowles tarafından çalışılan Mişigan gölünün güneyindeki kumul vejetasyonudur. Göl, bugün olduğundan çok daha fazla güneye yayılmıştı. Göl kıyısı yavaş yavaş kuzeye doğru çekilirken, geride bir seri ardışık genç kıyılar ve kum tepecikleri bırakmıştır. Bundan dolayı, kıyıdan başlayarak birkaç mil güneye yürüyen biri, dizi kommünitelerin içinden geçebilir (Şek.39.36). Bu kommüniteler çıplak plajla başlayan ve yaşlı bir or-



39.36 Michigan Gölü'nün güneydoğu kenarında süksesyon dönemleri
Kıyıdan, klimaks kommüniteye -burada kayın ormanı- uzaklık birkaç mil olabilir.

manla sona eren çeşitli süksesyon evrelerini kapsar. Bazı durumlarda bu ormanlarda kayın ve akçaağaç baskın durumdadır, diğerlerinde karışık olarak meşe baskındır. Bu evreleri daha ayrıntılı inceleyelim.

1. Kıyıya yakın sahilde, karasal yaşam yoktur; çünkü sık sık dalgaların yıkıcı etkisine maruz kalır.

2. Orta sahil genellikle yazın kurudur; ancak bazen şiddetli kış fırtınaları tarafından oluşturulan dalgalarla yıkanır. Yaşam koşulları çok sert olup, tek ve çok yıllık bitkilerin yaşaması için uygun değildir; ancak yazın birkaç bir yıllık bitki yetişir.

3. Yukarı sahilde koşullar, aşağı ve orta sahilden daha az şiddetli olsa da, bitki örtüsü hala çok seyrektir.

4. Daha yükseklerde kuma tutunmuş çok yıllık sahil otsularının baskın olduğu kumul vejetasyonu öncül kommünitedir. Kaplan böceği, çekirgeler ve örümcekler bu kommünitenin tipik hayvanlarıdır.

5. Giderek toprağı daha fazla zenginleştiren ve stabilize eden bir yıllık bitkiler görülür.

6. Daha sonra kum söğütü, kum çileği ve ayı üzümünden oluşan baskın bir çalı bölgesi görülür. Bu kommünitedeki bitkiler, öncül bir yıllıklardan daha uzun olup, bir yıllıkların ışıklarını engellerler. Çalı kommünitesi, toprağa önemli miktarda humus ekler.

7. Çalı bölgelerinden çam ormanına geçilir. Ancak çamlar, kendi fideleri için çok fazla gölge yarattıklarından bu evre daha kısadır.

8. Çam ormanları derin, humusca zengin, nemli topraklarda yetişen sert odunlu ormanlara yol açarlar. Fideleri hem çam ağaçları-



A Yeni oluşmuş gölde, kıyıda vejetasyon olmayan kumsal bulunmaktadır.



B Böyle bir göl iki yıl sonra, *Populus deltoides* (kavak) fidelerinden oluşan alçak bir vejetasyonla çevrilir.



C 50 yıllık yaşlı göl, olgun *Populus deltoides* ağaçları ile çevrilmiştir. Bölgedeki organizmalar çok fazla sediment ürettiğinden, yabani otlarla dolu, çok az bir sulak alan kalmıştır.

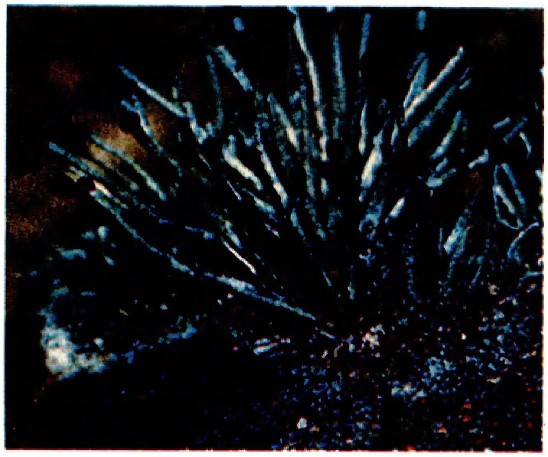


D 150-250 yıl sonra, bir zamanlar göl olan alan, çayır halini almıştır.

39.37 Pennsylvania Erie Gölü yarımadası, Presque adasındaki göletlerde, süksesyon.

nın, hem de kendi ebeveynlerinin gölgelerinde yaşamlarını sürdürebildiklerinden, bu ağaçlar çam ormanlarının yerini alırlar. Bunlar çamlardan daha yükseklere çıkar, gölge yapar ve çamların ölümüne neden olurlar. Kayın, akçaağaç, meşe ve ceviz ağacı dağılımı, tohumların bulunabilirliğinin yanında çeşitli toprak ve iklim koşullarına da bağlıdır. Sert odunlu ormanlar, içinde yalnız kendi fidelerinin varlıklarını sürdürebileceği bir ortam yarattıklarında, kilimaksı tanımlayan dengeye ulaşılmıştır.

Göl kıyısından ormana kadar olan yürüyüş sırasında, gözlemci bir kişi, fiziksel ortamda bir çok değişikliği görebilir; toprak yüzeyindeki toplam ışık yoğunluğunda gittikçe artan azalma, rüzgar hızında



39.38 Çıplak bir kaya yüzeyindeki öncül süksesyonel evre
Burada çiçeklenmiş olarak görülen likenler, genelde kaya üzerinde ayak basacak bir yer sağlayan, ilk çok hücreli organizmalardır. Likenlerin ürettiği kimyasallar, kaya yüzeyini aşındırıp, sonraki süksesyon evlerine hazırlık yaparlar.

ve buharlaşma oranında azalma, toprak neminde ve nisbi nemde, topraktaki humus miktarında ve yüzeydeki yaprak çürümesi miktarında artış gibi. Gölden ormana doğru gözlenen kommünite serileri ve çevresel değişiklikler, dalgalarla yıkanan bir sahilken, şu anda ormanlarla kaplı bir alandaki süksesyon serilerini tekrarlar.

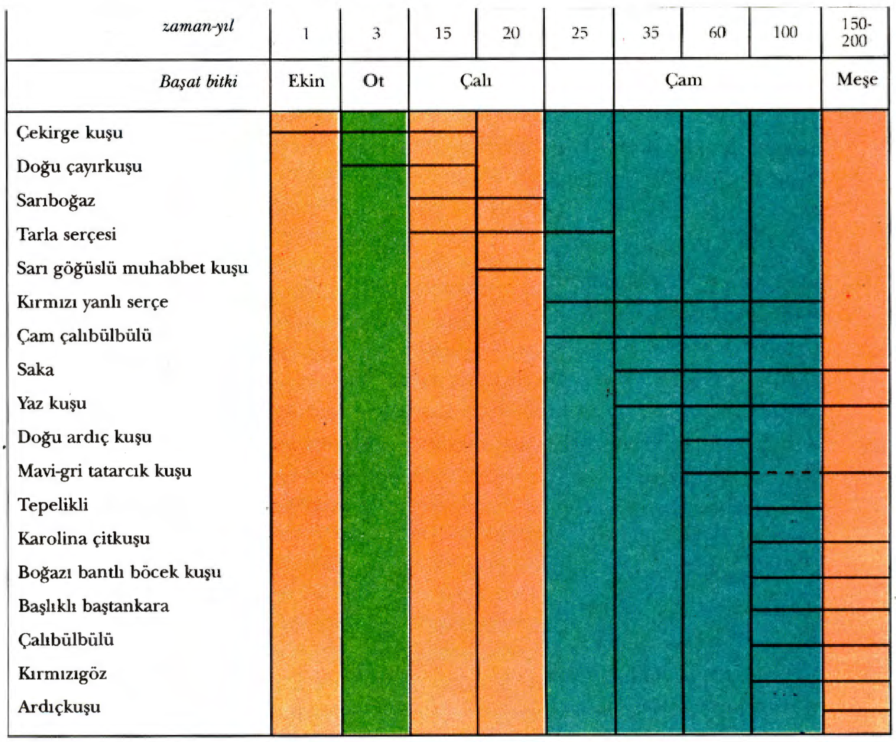
İyi çalışılmış diğer bir süksesyon tipi göllerdeki süksesyondur (Şek. 39.37). Çevredeki topraklardan yıkanan sedimentler göleti doldurmaya başlar ve planktonik organizma kalıntıları, organik materyale eklenir. Kısa süre sonunda gölün kenarlarında sığ sularda, yarı batık ve iletim demetli bitkiler ortaya çıkar. Kökleri mili tutar ve köklerin bulunduğu gölet daha hızlı değiştiğinden, birikim, çürükçüllerin parçalamasından daha hızlı olur. Kısa süre içinde su, geniş yapraklı yüzen otların yerleşmesi için yeterince sığlaşır. Bu göl otları, daha önce yerleşmiş yarı batık türlerle yer değiştirecek, onlar gölde uzak bir alanda yaşamaya zorlanacaklardır. Dip değişmeye devam ettikçe, yüzen bitkiler, dip çamurunda kökleri olan, sürgünleri su üzerinde bulunan bitki türleriyle yer değiştirir. Bu bitkiler birbirlerine çok yakın büyürler, sedimanı sıkıca tutarlar ve büyük hacimleri organik madde birikimini artırır. Koşullar kısa sürede bir kaç karasal bitkinin yere tutunmasına imkan verecek kadar kuraklaşır. Daha önce gölün bir parçası olan alan, şimdi yeni oluşmuş kuru bir alandır. Bu düzende her bir evre, göleti ya da gölü kuşatan seri zonlar olarak görülebilir. Zamanla zonlar merkeze doğru yaklaştıkça gölet de giderek küçülür. Sonunda, göletden hiçbir şey kalmaz.

Önceki örneklerde olduğu gibi, süksesyonlar gölet ve göllerden değişen karalar ile başlamak zorunda değildir. Bir zamanlar volkanik olarak oluşmuş Galapagos'u ve son yıllarda Krakatoa volkanik patlamasıyla oluşmuş çıplak kaya yüzeylerini göz önünde bulundurun. Böyle alanlarda, primer süksesyonun öncü organizmaları likenler (Şek: 39.38), kaya yüzeyinin nemli olduğu kısa dönemlerde gelişip, yüzeyin kuru olduğu peryotlarda dormant kalan, azot fikse eden si-



39.39 Terkedilmiş bir tren yolunda sekonder süksesyon
Demiryolu traversleri köklenmiş ve vejetasyon önceki boş alanı doldurmuş durumdadır.

39.40 Georgia'da terkedilmiş bir yayla çiftliğinde kuş süksesyonu.
Çizgiler, herbir kuş türünün en azından 10 acre (0.404 ha) başına 1 çift ile temsil edildiğini göstermektedir. İlk dönemlerde (ot ve tohum) Ploceidae familyasından *Passer* cinsine ait bir kuş, çekirge serçesi, ve *Sturnella* cinsine ait türler, dominant kuş türleri idi. Çalı dönemi boyunca, *Geothylpis trichas* ve *Spizella* cinsine ait bir ispinoz türü, üstün oldu. Genç çam ağaçları devresinde, çam baştankarası ve bir ispinoz türü *Pipilo erythrophthalmus*, meşe, ceviz ormanlarında ise Vireonidae familyasına ait böcekçil bir kuş (red-eyed vireous), ve *Cardinalis cardinalis* (saka) en yaygın türlerdi.



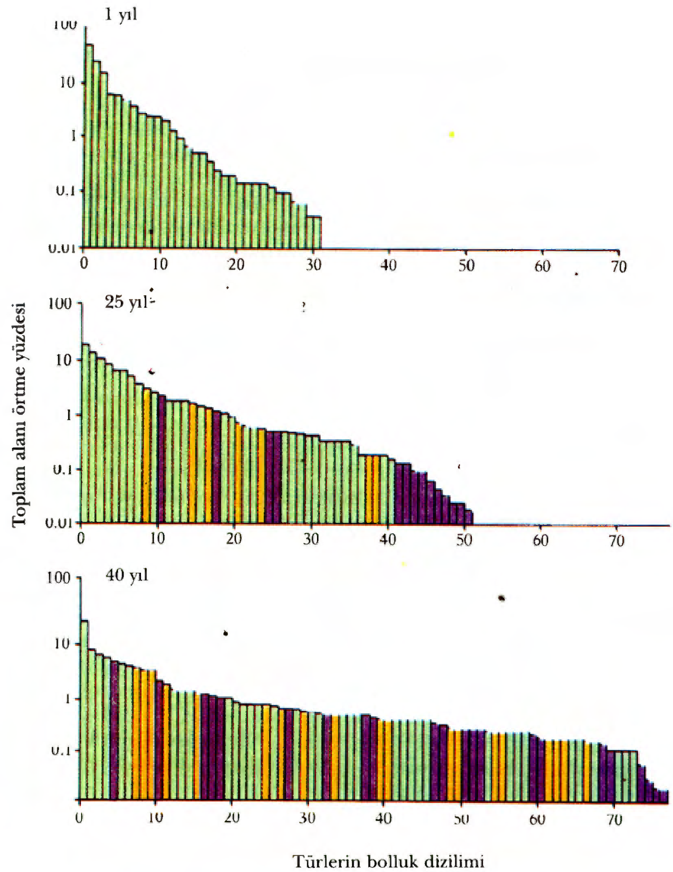
yanobakteriler olabilir. Likenler kayayı aşındıran asitleri ve diğer maddeleri salar. Toz partikülleri ve ölü bakteri kırıntıları bu yolla oluşmuş, çok küçük çatlaklarda birikebilir ve öncül yosunlar burada tutunabilir. Yosunlar, daha fazla toz ve döküntü tutacak kümeler veya yığınlar halinde gelişir ve gittikçe kalınlaşan bir örtü oluşturur. Birkaç eğrelti otu sporu, ot tohumları ve yıllık otsular bu örtü ve yosun içine yerleşip, çoğalabilir. Bu evreler, eğer ölü organik madde –örneğin yosunlar– yıkanır ve kuytu yerlerde, çatlaklarda toplanırsa tamamen atlanabilir ve böylece yüksek bitkilerin gereksindiği toprak hemen sağlanmış olur. Deniz kuşlarının Guano'su gerekli azotu sağlayabilir. Giderek daha fazla bitki hayatta kalıp, büyüdükçe, daha fazla mineral ve organik materyal tutulur ve böylece yeni toprak tabakası kalınlaşır. Daha sonra çalılar ve hatta ağaçlar gelişmeye başlayıp, bir zamanlar çıplak olan kaya yüzeyini kaplar.

Terkedilmiş tarlalarda, kullanılmayan demiryolu arazisinde (Şek. 39.39), sürülmüş otlaklarda ya da kesilmiş ormanlardaki sekonder süksesyon ilk evrelerinde nisbeten çabuk ilerler; çünkü; önceki kommünitelerinin etkileri tamamen silinmemiş olup, fiziksel alan, sahildeki ya da kaya üzerindeki kadar çıplak değildir. Georgia'daki terkedilmiş bir mısır tarlasını örnek olarak alalım. İlk yıl, *Ambrosia horseweed* ve *Digitorie sanguinelis* gibi yıllık otsu bitkilerle kaplanacaktır. İkinci yıl, muhtemelen Ambrosia, goldenrod ve yıldız çiçeği yaygın olacak ve daha fazla ot bulunacaktır. Otsu bitkiler genellikle, birkaç yıl baskın olacak, sonra gittikçe daha fazla çalı ve ağaç fideleri görülecektir. Gölgesiz alanda iyi yetişecek ilk ağaç fideleri çamlar olacak, sonunda ot ve çalıların yerini bir çam ormanı alacaktır. Fakat çam fideleri, yaşlı çamların gölgesinde iyi yetişemez. Meşeler, cevizler ve yaprak döken diğer ağaçlar gölgeye daha toleranslı olup, yaşlı çamların altında, sonunda onların yerini alacak şekilde, ormanın daha alt kısımlarında yavaş yavaş gelişecektir. Bu şekilde oluşmuş yaprak döken ormanlar daha kararlı olup, çok uzun bir süre boyunca kendi kendine yetecektir.

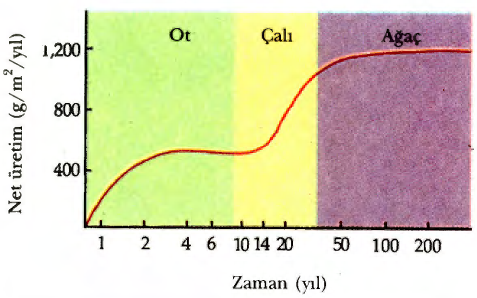
Ormanlar genellikle, kendi türleri ve ilişkileri olan, az ya da çok tabakalaşma gösterirler. Orman tabanı ya da otsu tabaka, çalı düzeyi, kısa-ağaç düzeyi ve kanopi düzeyi, yaprağını döken tropikal ormanların yaygın tabakalarıdır. Taç kısmındaki türler güneş ışığının çoğunu tutar; ama asimile ettikleri enerjinin çoğu yapılanmada, odunsu destek dokusunun korunmasında kullanılmalıdır. Diğer yandan, otsu bitkiler, gelen güneş ışığının %1'i gibi çok azını alırlar; ancak bu bitkilerin odunsu tabakaları olmadığından, fotosentezden gelen tüm enerjiyi varlıklarını sürdürmede ve üreme için kullanabilirler.

Şekil 39.40'ında gösterdiği gibi, dominant bitkilerin süksesyonu ile ilişkili değişiklikler, terkedilmiş tarla kommünitesinin hayvan populasyonlarında da izlenir.

Süksesyonda yaygın eğilimlerin özeti Özellikle primer ve sekonder süksesyon olmak üzere, süksesyonun çeşitli örnekleri arasındaki birçok farklılığa rağmen, heterotrof ve ototrofların dahil olduğu çoğu durumlarda bazı genellemeler yapılabilir:



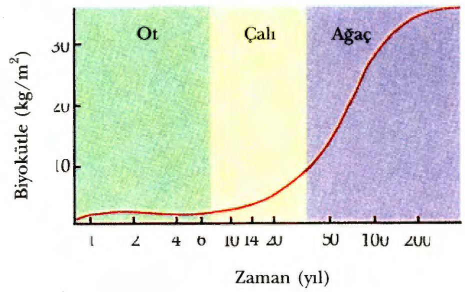
39.41 İllinois'de terkedilmiş bir tarlada, ilk bitki kommünitelerindeki tür çeşitliliği ve bolluğunun değişim düzeni.
Bir yıl sonra, tarlada, yetişen tümü yabani ot (yeşil sütun), 31 bitki türü var idi. 25 yıl sonra, bazı çalıların (sarı sütun) ve ağaçların (mor sütun) da dahil olduğu 51 tür oldu. 40 yıl sonra, tür sayısı 77 idi, çalılar ve ağaçlar, büyük oranda artmıştı.



39.42 New York'da, meşe-çam ormanından temizlenmiş Brookhaven yöresinde, bitki süksesyonu boyunca net primer prodüktivitedeki değişiklik.
İlk yükselme, alanın yabani otlarla sarılmasını, yaklaşık 14 yıl sonraki ikinci yükselme ise kommüniteye daha büyük odunlu bitkilerin girişini yansıtır.

1. Süksesyon sırasında tür kompozisyonu sürekli olarak değişir (Şek. 39.41); ancak değişiklik genellikle ilk evrelerde, sonraki evrelere göre daha hızlıdır.
2. Temsil edilen türlerin toplam sayısı başlangıçta hızla, sonra daha yavaş olarak artar ve sonuçta yaşlı evrelerde az ya da çok kararlı hale gelir. Bu eğilim, çeşitliliğin süksesyonun genellikle sonraki evlerinde çok daha büyük olduğu, heterotroflar için geçerlidir.
3. Net primer üretim (ototroflar tarafından fotosentez ürünlerine çevrilen ve heterotroflar için kullanılabilir olan enerji miktarı), yüksek bir kararlı düzeye ulaşana kadar artar (Şek. 39.42).
4. Ekosistemin organizmalarında ve toprakta tutulan inorganik besleyicilerin birikimi artar ve bu birikimin büyük bölümü bitki dokularında depolanır.

5. Hem ekosistemdeki toplam biyokütle (Şek. 39.43) hem de cansız organik madde miktarı, süksesyon boyunca daha kararlı bir evreye ulaşılıncaya kadar artar.
6. Kommünitedeki bitkilerin yüksekliği ve kütlesi artar, bu da, vertikal tabakanın mikrohabitatlara doğru farklılaşmasını arttırır.
7. Toprak üstü bitki örtüsünün yoğunluğunun artması ile kommünite içindeki mikroklima, gittikçe kommünitenin kendisi tarafından belirlenir hale gelir.
8. Besin ağları (gelecek bölümde tartışılacak) daha karmaşık hale gelir, bunların içindeki türler arası ilişkiler daha iyi tanımlanır ya da daha fazla özelleşir.



39.43 Brookhaven çalışma alanında, süksesyon boyunca biyokütle değişimi.
İlk yıllarda, kommünitede otsu bitkiler üstün iken, toplam biyokütle düşük olmuş, daha sonra, çalıların ve ağaçların önem kazanmasıyla artmıştır.

Özet olarak, eğer bu genellemeler doğru ise, süksesyonların çoğunun eğilimi, içinde enerjinin daha az ziyan edildiği, böylelikle ek enerji temini olmaksızın daha büyük bir biyokütlenin desteklenebileceği, daha karmaşık ve daha uzun ömürlü bir ekosistem yönünde olur.

KLİMAKS KAVRAMI

Şayet yıkıcı faktörler işe karışmaz ise, –daha önceki tartışmanında gösterdiği gibi– süksesyon eninde sonunda, öncekilerden çok daha kararlı bir evreye ulaşır; önemli türlerin populasyonları, ölüm ve doğumları dengeleyerek, kararlı, aynı şekilde enerji akışı ve biyokütle de toplam primer verimliliğin toplam solunumla eşit hale getirilmesi ile dengeye ulaşır. Bu kommünite evresi "**klimaks kommünite**" diye adlandırılır. Daha önceki süksesyon evrelerine göre, çevresini, kendisine zarar verecek bir şekilde değiştirmeye daha az eğilimlidir. Gerçekte, daha kompleks organizasyonu, daha büyük organik yapısı ve daha dengeli metabolizması, kendini sürdürebilecek fiziksel çevresini tamponlayabilmesini mümkün kılar. Sonuç olarak, iklim, coğrafya ve diğer önemli çevresel faktörler aynı kaldığı sürece, asırlar boyu diğer bir evre ile yer değiştirmeksizin aynen kalabilir (Şek. 39.44).

Bununla birlikte, bir klimaks kommünitenin statik olmadığı vurgulanmalıdır; yavaş yavaş değişmektedir, fiziksel ya da biyotik olarak çevrede büyük değişmeler olduğunda, hızlı değişecektir. Örneğin, 60 yıl önce, Kuzeydoğu Amerika klimaks ormanlarında kestane ağaçları en yaygın ağaç türü idi; fakat bir mantar hastalığı yüzünden neredeyse tamamen yok olmuşlar ve bugün bölgenin klimaks ormanlarında yerlerini başka bir türe bırakmışlardır. Zaman ölçeği dışında, klimaks ile süksesyonun diğer evreleri arasında kesin bir ayrım olmayabilir.



39.44 Sekua ormanı
Güney Kaliforniya'da, bu sekua ormanında klimaks ormanların uzun süreli kararlılığı görülmektedir. Ormanın yaşı, tam olarak bilinmese de, 2000 yıllık ağaçlar hala ayaktadır.

Çağımızda bazı Amerikalı ekologlar arasında yaygın olan bir görüşe göre; Bir bölge için yalnızca bir tip klimaks kommünite vardır, diğer kommünitelerin baskın olduğu alanlar, kararlı ve uzun ömürlü görünseler bile henüz Klimaksa ulaşmamıştır. Böylece Kuzeydoğu Amerika'nın genellikle kayınağacı, akçaağaç ormanı Kanada'da ise beyaz-ladin-balzam göknarı ormanı klimaks olarak düşünülmektedir. Monoklimaks hipotezi olarak isimlendirilen bu hipotezin taraftarları bitki kommünitelerini tanımlanabilmeye, sınıflandırmaya ve kategorize edilmeye uygun, özgün varlıklar olarak kabul ederler.

Bununla birlikte, çağdaş ekologların çoğu bu görüşü reddetmektedir. Söylediğimiz gibi, herhangi bir kommüniteyi karakterize eden türlerin bir araya gelmesi, lokal çevresel koşulların bir ürünüdür. Sıcaklık, nem, toprak özellikleri, topoğrafik özellikler, rüzgar durumu ve bunun gibi çevresel koşullar, zaman ve mekan olarak sürekli değiştiğinden, vejestasyonda sürekli değişir. Kommüniteler arasındaki sınırlar nadiren belirlidir; çünkü kommüniteleri oluşturan çeşitli türlerin dağılımları birbirleriyle uygunluk içinde değildir. Eğer bir gözlemci, Birleşik Devletlerde Missisippi nehri boyunca, hangi türün nerede bulunduğunu dikkatle kaydetseydi, farklı türlerin, birbirleriyle pek ilişkili olmadan farklı yerlerde yok olduğunu ya da ortaya çıktığını görebilirdi. Küçük değişiklikler ard arda olabilir ve kommünitede ani değişikliklerin olduğu yer farkedilmeyebilir; bu nedenle kilometreler sonra, gözlemci kendisini, dolaşmaya başladığı ilk kommüniteden tamamen farklı bir tür kompozisyonundaki kommünitede bulabilir.

Belirli bir yerde lokal fizyolojik koşulların, biyotik faktörlerin, tür dağılımının ve şans faktörünün kombinasyonlarıyla özgül olan kommünitelerin, göreceli değişen bir sürekliliğin parçaları olduğu, farklı yerlerdeki klimaks kommüniteler arasında yalnızca yaklaşık benzerliklerin olabileceğini gösterir. Bu nedenle, herhangi bir bölge için kesin bir klimaks yoktur. Bu görüşe göre, klimaks yalnızca bireysel alanlar ve çevresel koşullarla ilişkili olarak anlam taşır. Belirli bir alandaki klimaks, teorik bölgesel klimakslara dayandırılarak değil, o anda hangi populasyonların birbiriyle yer değiştirdiklerini ve hangilerinin kararlı bir durumda olduklarını gözlemleyerek belirlenmelidir. Bileşenlerindeki değişikliklerin değişen çevresel koşullarıyla ilişkisinin nasıl olduğunu anlamak için, büyük bir bölgenin tüm klimaks kommünitelerini tek bir bölgesel klimaksa uydurmak yerine, her bir lokal klimaks arasındaki gradiyentlerin çalışılması daha verimli olacaktır.

ÇALIŞMA SORULARI

1. Bazı türlerde, birey yüksek $-r_{max}$ ya da düşük– r_{max} stratejisini seçebilir, hatta her ikisine yönelik bir yatırıma da girişebilir. Birbiriyle ilişkisiz iki örnek üzerinde, çeşitli seçeneklerin tercih edildiği durumları analiz ediniz (s. 1119-20, 1124).
2. Dişi k bireylerin yükek r_{max} – düşük r_{max} skalasında, farklı noktalarda bulunduğu düşünülebilir mi? Farklı yaşam stratejileri fikri, eşey oranı ayarlanmasının izahında nasıl kullanılabilir? (s. 1124)
3. Örnek olarak insan populasyonlarını ele alarak, populasyon düzenlenmesi tartışmasında kaydedilen çeşitli faktörlerin etkisini açıklayınız (s. 1124-33).
4. Bitkilere uygulanan sosyalleşmenin çeşitli maliyet ve yararları neler olabilir? (s. 1133-38)

5. Çakallar, Kuzey Amerika'nın bazı bölgelerinde soliter iken, diğerlerinde nisbeten sosyaldir. Bu çeşitliliği açıklayacak dört farklı senaryo yaratınız. Hipotezlerinizi birbirlerine karşı nasıl test ederdiniz? (s. 1133-38).

BÖLÜM İLE İLGİLİ KAVRAMLAR

- Kommünite ve ekosistemlere karşı populasyonlar.
  - Populasyon yoğunluğu ve alan yaratma
- Populasyon büyümesi
  - Yüksek $-r_{max}$ ve düşük$-r_{max}$ yaşam stratejileri
- Populasyon sınırlaması
  - Yoğunluktan bağımsız mekanizmalar
  - Predasyon, Parazitizm ve hastalıklar
  - Türiçi rekabet
  - Türler-arası rekabet
    - niş
    - mikrohabitat
  - Emigrasyon
  - Mutualizm
- Sosyalleşme
  - Maliyet ve yarar
  - rekabet
  - hastalıklar
  - birlikte besin eldesi ve alan savunması
  - resiprokal altruizm
  - Sosyalleşmeyi destekleyen ekolojik faktörler
  - Dominans
  - Altruizm ve kin seleksiyonu
- Kommüniteler
  - Karşılıklı tür ilişkileri ve karmaşıklık
  - Süksesyon
    - nedenler
    - eğilimler
    - klimaks

ÖNERİLEN KAYNAKLAR

BEDDINGTON, J. R., and R. M. MAY, 1982. The harvesting of interacting species in a natural ecosystem, *Scientific American* 247 (5). (Offprint 1525)

BELL, R. H. V., 1971. A grazing ecosystem in the Serengeti, *Scientific American* 225 (1). (Offprint 1228) *The synchronization of the migrations of ungulates across the plains of Tanzania with the growth of certain grasses—a striking example of the precison with which organisms mesh within an ecosystem.*

CLUTTON-BROCK, T. H., 1985. Reproductive success in red deer, *Scientific American* 252 (2). *A classic example of a harem-based social system, with male contests, and sex-ratio manipulation.*

COOPER, C. F., 1961. The ecology of fire, *Scientific American* 204 (4). (Offprint 1099) *How some biotic communities depend on periodic burning for their continued existence, and why efforts to eliminate fires may be threatening some of our finest forests.*

GOULD, J. L., and C. G. GOULD, 1989. *Sexual Selection.* New York, W. H. Freeman. *A good introduction to behavioral ecology.*

HORN, H. S., 1975. Forest succession, *Scientific American* 232 (5). (Offprint 1321)

LIGON, J. D., and S. H. LIGON, 1982. The cooperative breeding behavior of the green woodhoopoe, *Scientific American* 247 (1). *A good example of how altruism turns out to enhance fitness.*

MAY, R. M., 1978. The evolution of ecological systems, *Scientific American* 239 (3). (Offprint 1404)

MAY, R. M., 1983. Parasitic infections as regulators of animal populations, *American Scientist* 71, 36–45.

POWER, J. F., and R. F. FOLLETT, 1987. Monoculture, *Scientific American* 256 (3).

WILKINSON, G. S., 1990. Food sharing in vampire bats, *Scientific American* 262 (2). *On a remarkable example of reciprocal altruism in bat roosts.*

Bölüm 40

EKOSİSTEMLER VE BİYOCOĞRAFYA

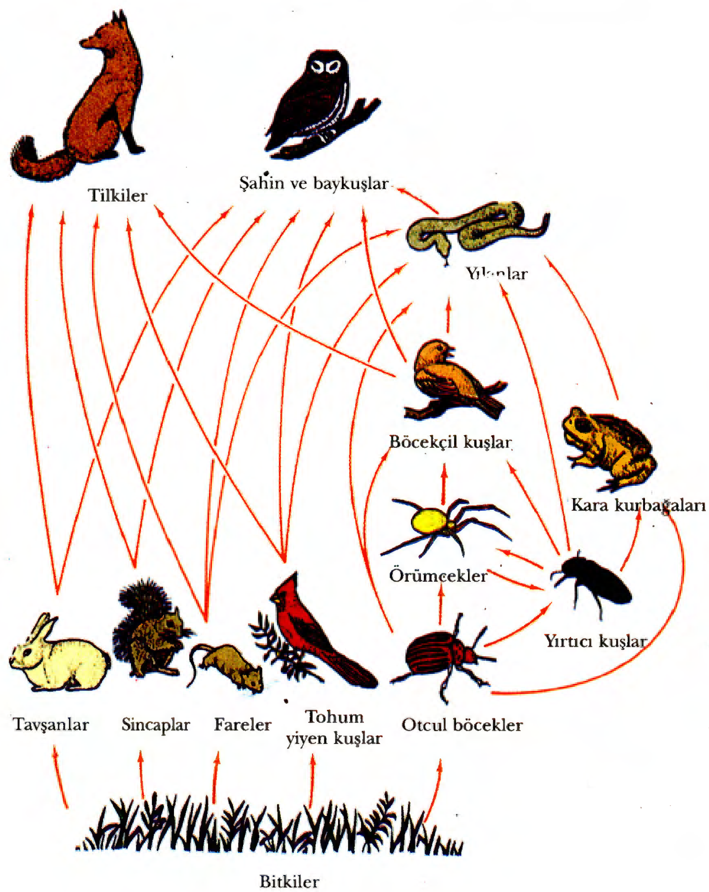


ölüm 39, esas olarak, bir populasyon içindeki bireyler, bir kommünite içindeki populasyonlar ve kommünite ile çevresi arasındaki karşılıklı ilişkilerle ilgili idi. Bu bölümde ise içinde enerji ve madde akışının, işlevsel bir sistem olarak fiziksel çevre ve kommüniteyi bağladığı bazı yollar üzerinde durulacaktır (aslında, ekosistemlerin enerji ve besleyici "ekonomileri"). Ayrıca, enerji ve madde döngüsü ve dağılımının, biyocoğrafya olarak bilinen, kommünitelerin yapı ve dağılımını küresel ölçüde nasıl etkilediği konusu üzerinde de durulacaktır.

EKOSİSTEMLERİN EKONOMİSİ

ENERJİNİN AKIŞI

Yaşam, sonuçta güneşten gelen enerjiye bağımlıdır. Kemosentetik organizmalar hariç 6. ve 7. Bölümde tanımlanan kimyasal yolları kullanan tüm yaşam formları, yüksek enerjili organik besinlerini doğrudan veya dolaylı olarak fotosentezden elde ederler. Dünya yüzeyine ulaşan güneş enerjisinin %1'inin 1/10'undan daha az bir kısmının, fotosentez ürünlerine dönüştürülmesi, toplam ***primer (birincil) üretim*** adını alır. Bitkiler, toplam üretimin %15-20'sini kendi solunumları için kullanırlar. Kalanı, yeni dokular yapmak üzere kullanılır ve



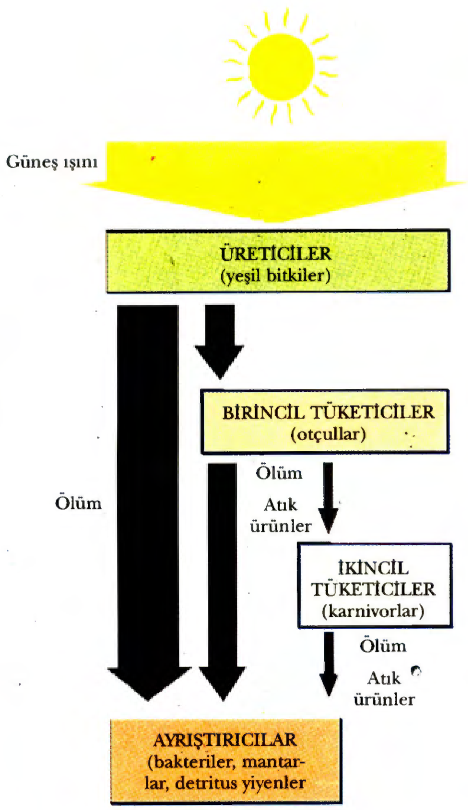
40.1. Besin ağı örneği
Gerçek bir besin diyagramı bu kadar basit olmasa da, bu diyagram canlı organizmalar arasındaki karşılıklı ilişkileri göstermektedir. Parazitler, hastalık yapıcı organizmalar ve çürükçüller ilave edilmemiştir.

net birincil üretim olarak bilinir. Yılda yaklaşık $6X10^{20}$gr. kal enerji olarak tahmin edilen, biyosferin toplam net birincil üretimi[1], dünya üzerindeki heterotrofik yaşamın enerji temelini oluşturur. Heterotrofik organizmalar olan bakterilerin ve protistlerin çoğu, hemen hemen mantarların tümü ve hayvanlar[2], gereksinim duydukları enerjiyi, ototrofik organizmaları, ototrofları yiyen diğer heterotrofları veya diğer organizmaların ***detritus*** denen çürümüş kısımlarını (atık ürünler veya ölmüş dokular) yiyerek elde ederler.

Bir kommünite içinde, enerjinin taşınabileceği organizmalar dizisi, alışılmış şekilde **besin zinciri** olarak adlandırılır. Gerçek kommünitelerin çoğunda, karmaşık olarak birbirine geçmiş çok sayıda besin zinciri vardır. Bunlar hep birlikte bir kommünitenin **besin ağını** oluştururlar (Şek. 40.1). Bununla birlikte, bir besin zincirinin ne kadar uzun olduğuna veya bir besin ağının ne kadar karmaşık olabileceğine bakılmaksızın, her zaman var olan belirli temel özellikleri vardır.

[1] Organik materyallerin enerji içeriği, onları saf oksijende yakıp, salınan ısıyı ölçerek belirlenir. Organik madde, yaklaşık her bir gr. kuru bitki dokusu başına 4.25 kal, hayvan dokusu başına 5.0 kal olarak, oransal olarak tekdüze enerji içeriğine sahiptir. Bazı ekologlar birincil üretim değerlerini, kuru ağırlık birimleri olarak verirler. Böylece, biyosferin toplam net üretimi yıllık yaklaşık 164 milyar ton kuru organik maddedir.

[2] Bazı mantarlar (likenler içindeki) ve hayvanlar (çoğunlukla belirli mercanlar), en azından enerjilerinin bir kısmını fotosentetik simbiyontlarından elde ederler.



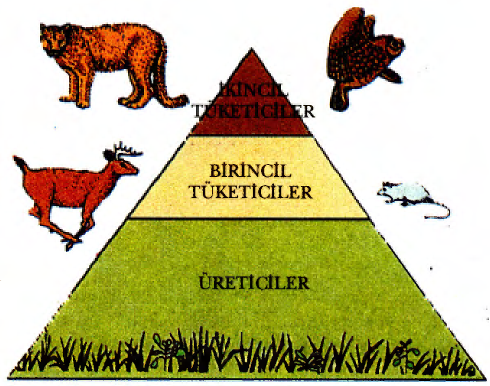
40.2 Ekosistemin temel trofik düzeylerinde enerji akışı
Birinci derece tüketiciler olan otçullar tarafından yenilen yeşil bitkiler, üreticilerdir. Birincil tüketiciler, ikinci derece tüketiciler yani karnivorlar veya parazitler tarafından yenir. Üreticiler öldüğünde, çürükçüller tarafından kullanılacak ve eninde sonunda kendi vücutlarına katılacak atık ürün oluştururlar.

Her besin zinciri veya besin ağı, kommünite için *üretici* olan ototrofik organizmalar ile (genelde yeşil bitkiler) başlar ve her besin ağı veya zinciri her düzeyde, genellikle bakteri ve mantar gibi ***çürükçül organizmalar (decomposer)*** denen ayrıştırıcılarla sonlanır; ayrıca kırkayak, topraksolucanları, termitler, sinekler, istakoz, midye ve bazı yayın balıkları da kısmen detritus üzerinden beslenirler. Tüm heterotoflar gibi, çürükçüller de, üreticiler tarafından tekrar kullanılabilen CO_2 ve NH_3 gibi basit maddeler açığa çıkarırlar. Üreticiler ve ayrıştırıcılar arasındaki bağlantılar çeşitlilik gösterir. Üreticiler öldükten sonra ayrıştırıcılar tarafından doğrudan işlenebilirler veya üreticiler, ***birincil tüketiciler*** olan otçullar tarafından yenebilirler; karasal bitki üretiminin yaklaşık %10'u bu şekilde tüketilir. Buna karşılık otçullar, ya doğrudan ayrıştırıcı etkisine maruz kalabilir veya etçiller, parazitler ve leş yiyenler gibi ***ikincil tüketiciler*** tarafından yenir (Şekil 40.2).

Ekologlar, kommünite besin zincirindeki beslenme basamaklarını, ***trofik düzeyler*** olarak adlandırırlar. Böylece, tüm üreticiler birlikte birinci trofik düzeyi; primer tüketiciler (otçullar) ikinci trofik düzeyi; otçul yiyen etçiller üçüncü trofik düzeyi oluştururlar. Her bir trofik düzeydeki türler, bir kommüniteden diğerine farklılık gösterir. Bunun dışında özellikle omnivorlar gibi farklı besinle beslenen birçok tür, tek bir besin ağı içinde iki veya daha fazla trofik düzeyde işlevsel olabileceğinden trofik düzeylerin kendileri de değişmez kategoriler değildir. Örneğin, tohumları, otçul böcekleri ve etçil böcekleri yiyen bir cins baştankara, ikinci, üçüncü ve dördüncü trofik düzeylerde iş görür. Bu karmaşıklıklara karşın, trofik düzeyler kavramı, kommünite analizlerindeki değerini korumaktadır.

Birbirini izleyen her bir trofik düzeyde, sistemden enerji kaybı vardır. Bu kayıp, kısmen, tüketici populasyonunun, eldeki biyomasın bir parçasından daha fazla enerji elde etme yeteneğine sahip olmayışından; kısmen, assimilasyon yeteneklerindeki eksikliklerden (örneğin, geviş getirenler ve termitler hariç; otçulların çoğu bitki hücrelerinin selüloz çeperini metabolize edemez); kısmen de Termodinamiğin İkinci Yasasına uygun olarak, solunum ve bunun sonucunda enerjinin ısı şeklinde kaybı nedeniyledir (her enerji transferi genellikle ısı olarak kullanılabilir enerji kaybını gerektirir; bakınız sayfa 75). Bunun bir sonucu olarak, bir trofik düzeydeki enerjinin yalnızca bir kısmı, diğer düzeye aktarılabilir. Aktarılan enerji kısmı, diğer hayvanları tüketen en etkili ektotermik hayvanlarda %35 gibi yüksek bir oran ile, bitkiler üzerinde beslenen bazı küçük endotermik hayvanlarda %0.1'in altına kadar düşen bir oran arasında değişiklik gösterir. Geriye, kalan enerjinin neredeyse tümü, ayrıştırıcılarla veya ısı olarak kaybolur. Bu nedenle bir kommünitenin otçulları, üzerinde beslendikleri bitkilerden, daha az; etçil de otçullardan daha az verimlilik gösterir ve bu böyle devam eder. Böylece bir kommünite içindeki verimliliğin dağılımı, tabanında birinci trofik düzey (üreticiler), tepesinde ise son tüketici trofik düzeyin bulunduğu bir piramitle temsil edilebilir (Şek. 40.3). Bir trofik düzeyden bir sonrakine verimlilik, hızlı bir şekilde düştüğünden, bir besin zincirinde dört veya beş basamaktan fazlasına nadiren rastlanır; beşinci basamak, birinci basamaktaki verimliliğinin 0.0001'inden nadiren daha fazladır ve bir üstteki yeni bir basamağı desteklemek için mevcut besin yoğunluğu çok düşüktür.

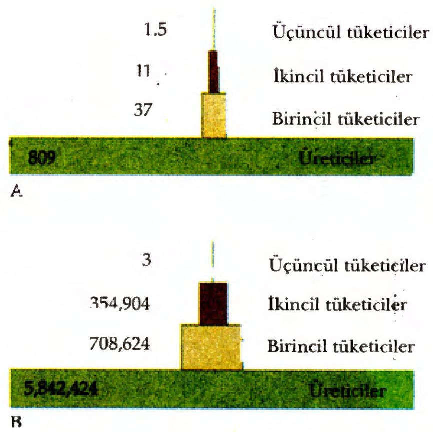
Verimlilik piramidi (aynı zamanda enerji akışı piramidi de denir) tüm ekosistemlerin bir özelliğidir. Ekosistemlerin diğer birçok özelliği, sistemdeki enerji akışı ile ilişkili olduğundan, piramit modeline uygun düşebilir; ancak verimlilik dağılımının ikincil sonuçları olduğundan piramit modelinden sapma gösterebilir. ***Biyokütle piramidi*** buna bir örnektir (Şek. 40.4A). Genelde, birbirini izleyen her bir trofik basamakta enerjinin azalması, her düzeyde daha az biyokütlenin desteklenebileceği anlamına gelir. Dolayısıyla, belirli bir kommünitede etçillerin toplam kütlesi, her zaman otçulların toplam kütlesinden daha azdır. Ancak, bir kommünitenin değişik trofik basamaklarındaki türlerin vücut büyüklükleri, büyüme oranları ve ömür uzunlukları, piramit modelinin, o kommünitenin biyokütlesini kapsayıp kapsamayacağını belirlemede önemlidir. Örneğin, üreticilerin yüksek metabolik ve üreme hızlarına sahip, küçük algler olduğu bazı sucul kommünitelerde, belirli bir anda, tüketicilerin biyoması, üreticilerinkinden daha fazla olabilir; ancak bir yıl boyunca yaşayan tüm alglerin toplam kütlesi, o yıl yaşayan toplam tüketici kütlesinden daha büyük olacaktır.



40.3 Verimlilik piramidi (Enerji piramidi)
Ekosistemin üretici düzeyinde, tüketici düzeyinden çok daha fazla verimlilik vardır; birinci derece tüketici düzeyinde, ikinci derece tüketici düzeyinden daha fazla verimlilik vardır.

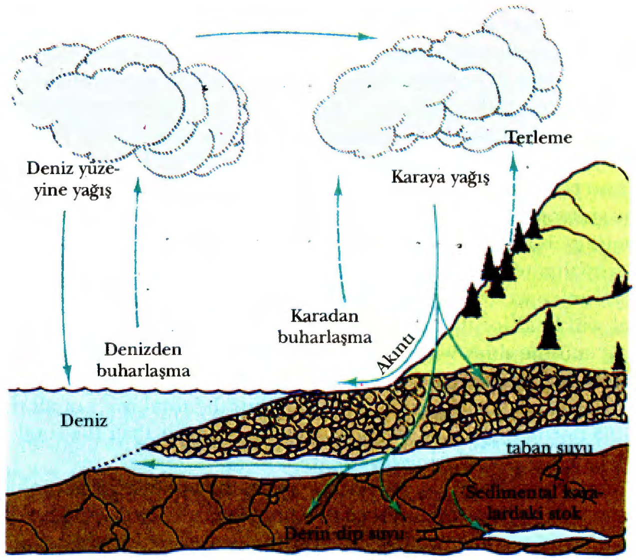
Farklı trofik düzeylerdeki organizmalar arasındaki karşılıklı ilişkiler, organizmaların büyüklükleri üzerinde bazı etkiler yaratabilir. Bu nedenle etçiller otçullarından genelde daha büyüktürler. İkincil etçiller, genelde üzerinde beslendikleri birincil etçillerden daha büyüktür. Şu halde, toplam biyokütle, ard arda gelen trofik düzeylerde azalma eğiliminde olduğundan, eğer her düzeyde bireylerin büyüklüğü artarsa, bireylerin sayıları azalmalıdır (sayıca çok fazla olan ayrıştırıcılar bunun dışında kalır). Sonuç olarak bazı kommüniteler, otçulların, bitkilerden; ve etçil bireylerin otçullardan daha az olduğu **sayı piramitleri** gösterirler (Şek. 40.4B). Daha önce belirttiğimiz gibi, katil balinalar, aslanlar veya kurtlar gibi **üst predatörler** (besin zincirinin en üstündeki predatörler) kendi hem cinsleri üzerinden avlanmazlar; çünkü bu hayvanlar oldukça az sayıdadırlar ve çok geniş yayılış gösterirler; kendi hem cinslerini bulup avlamak için çok az enerjiye sahiptirler.

Bununla birlikte, birçok kommünite **sayı piramidine** sahip değildir. Örneğin, biyokütleleri daha az olduğu için, üretici bitkilerden çok daha fazla sayıda tüketici böcek bulunur. Çünkü bitki yiyen böcekler, beslendikleri bitkilerden genellikle çok daha küçüktür; örneğin ilkbaharda tek bir büyük ağaç üzerinde yaprak yiyerek beslenen binlerce tırtıl ve oyucu böcek bulunabilir. Parazitlerin dahil olduğu besin zincirlerinde de, parazitler konakçılarından daha küçük ve genelde daha çok sayıda olmaları nedeniyle, populasyon–büyüklük ilişkisi terstir.



40.4 Biyokütle ve sayı piramitlerine örnekler
(A) Florida, Silver Springs sucul ekosisteminde biyokütle piramidi. Şekiller, m^2 başına kuru gram, biyokütleyi temsil etmektedir. (B) Çayırda sayı piramidi.

Bir trofik düzeyden diğerine enerji transferindeki yetersizlik gözönüne alındığında, uzak atalarımızdan kalıtlanan hem hayvansal hem de bitkisel diyet yerine, tamamen sebzelerle beslenerek, omnivor olmayı durdursak, dünya daha fazla insanı barındıracak gibi görünmektedir. Bununla birlikte, bu yaygın görüşün bazı eksiklikleri de vardır. Birincisi, örneğin dünyanın geniş alanları –Arjantin, Avustralya, Afrika, batı ve güney batı Amerika– insan tüketimine uygun olmayan, ancak bu çeşit habitatlara uyum göstermiş büyük otçulları besleyebilen, düşük kaliteli çayır bitkilerine sahiptir. Diğer bir sorun, insanın besin gereksinimleri ile ilgili olup, vejeteryan beslenmenin



40.5. Su döngüsü
Bu diyagram, ekosistemde su hareketlerinin ana yollarını göstermektedir. İnsanın etkisi gözönüne alınmamıştır.

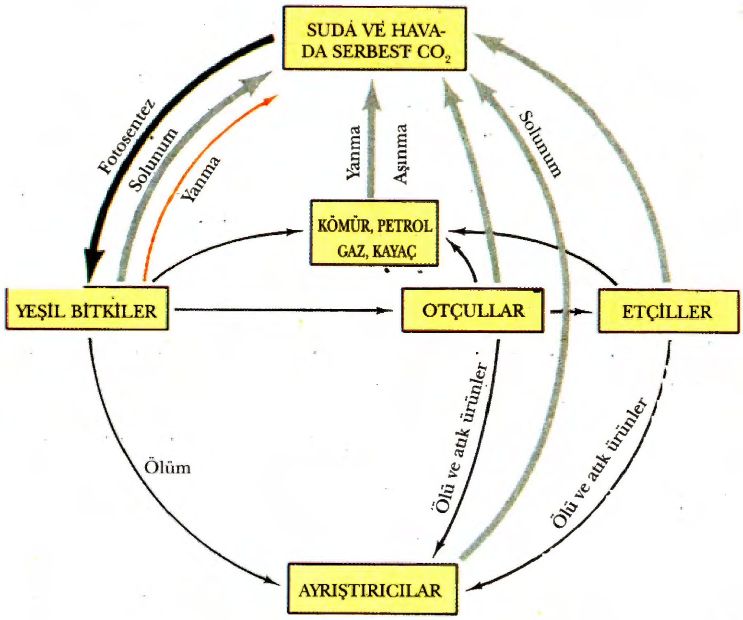
de genelde günlük bazı ek hayvansal protein gerektirmesidir. Batı toplumlarındaki bireylerin çoğu, yaşamlarını sürdürmek için gerekli olandan çok daha fazla hayvansal protein tüketirler, hatta, sığırları, et lezzetini artırmak üzere kesimden önce birkaç hafta yüksek kaliteli tohum ile beslerler. Birleşik Devletlerde toplam tahıl üretimin (çoğunlukla mısır) %30'u, sığır ve piliçlerin beslenmesine ayrılır. Sığırlar, sadece otlatılarak beslenseydi, dünyada tarım yapılabilecek alanların önemli bir kısmı, süt yapımının sürdürülmesi için yüksek kaliteli ot isteyen süt sığırlarına yiyecek sağlamak için gerekli olacaktı. Sığır yetiştiriciliğinin bir başka tartışılır yanı da, bundan sonraki bölümde göreceğimiz gibi, hayvan çiftlikleri ile birlikte küresel ısınmaya katkıda bulunabilecek metan gazının ana kaynağı olmalarıdır.

Diğer kalıcı bir sorun Malthus ikilemidir: gelişmekte olan ülkelerde doğum oranında önemli bir azalma olmaksızın, dünya besin üretimindeki herhangi bir artış, sonuçta, yine aç kalacak olan insan sayısındaki artışa hizmet edebilir, – piramidin tepesindeki herhangi bir artış; ancak, daha alt trofik düzeylerdeki, oransal olarak daha fazla artışla desteklenebilir.

MADDE DÖNGÜLERİ

Enerjinin besin zinciri halkalarından geçerek ekosistemden düzenli olarak aktığını gördük. Sistem dışardan sürekli bir enerji girdisi olmadan fonksiyonunu sürdüremez. Diğer bir deyişle, sürekli hareket eden makineler olamayacağından, enerji döngüsü gibi bir şey söz konusu değildir. Fakat çoğu maddeler için bu durum geçerli değildir. Aynı maddeler tekrar tekrar kullanılabilir ve kullanılmalıdır. Böylece ekosistem boyunca süresiz olarak dolaşıp dururlar. Bu nedenle, madde döngülerinden söz edebiliriz.

Bölüm 7'de gördüğümüz gibi, fotosentezin ham maddeleri, ışık, su (transpirasyon için de gereklidir) ve karbondioksittir. Ek olarak, büyümekte olan bitkiler önemli miktarlarda azot, fosfor, potasyum, kükürt, magnezyum ve kalsiyuma gerek duyarlar (Bk. Tablo 26.1, s. 745). Biz burada, birkaç döngüyü izleyerek, insan aktivitesinin bu maddelerin varlığını ve dağılımını nasıl etkilediğini göreceğiz.

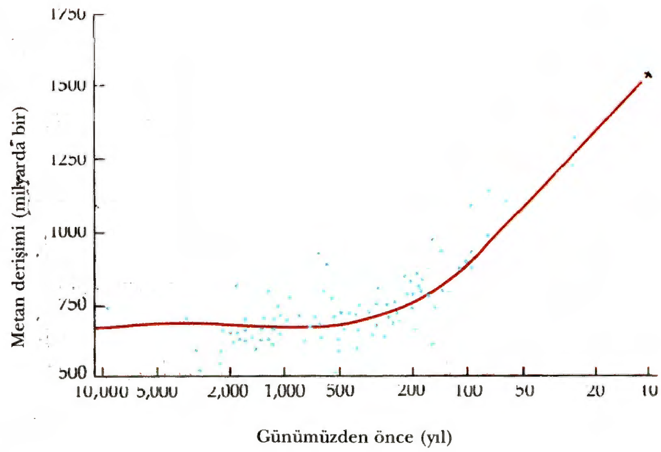


40.6 Karbon döngüsü
Okyanuslar yaklaşık $43.000X10^{12}$ kg. karbon tutarken, atmosfer yaklaşık $740x10^{12}$ kg karbon içerir. Ormanların tahribi ve fosil yakıt kullanımı ile bu miktara yıllık olarak sırasıyla, $1x10^{12}$ ve $5x10^{12}$ ilave edilir ve bunun $3x10^{12}$ kg'i atmosferde birikir. Kalan $3x10^{12}$ kg'nın bir kısmı okyanuslarda çözünürse de, çoğu kalacaktır.

Su döngüsü Yağmur yeryüzüne düştüğünde, bir kısmı hızla buharlaşarak atmosfere geri verilir. Kalanın bir kısmı bitkilerce absorblanır veya hayvanlar tarafından içilir, bir kısmı yeryüzünde nehirlere ve göllere akarken, bir kısmı da yeraltı suyu olarak birikmek üzere topraktan aşağı doğru süzülür (Şek. 40.5). Akarsu ve göllerdeki su ve yeraltı suları sonuçta okyanuslara ulaşır. Göller, nehirler ve okyanuslardan, ayrıca bitki ve hayvanların vücutlarından sürekli bir buharlaşma vardır. Bu buharlaşmanın büyük bölümü için gerekli enerji, dolaylı veya dolaysız olarak güneş ışınlarından gelir.

Suyun yeryüzüne yağmur olarak düşüp, buharlaşmayla tekrar atmosfere ve atmosferden tekrar yeryüzüne yağmur olarak inerek devam eden sonsuz döngüsü, çeşitli tatlısu ortamlarının oluşumunu sağlarken, karalardaki yaşam için gerekli olan suyu da sağlar. Sıcaklığı değiştirmede ana faktör olan su döngüsü, ekosistemlerde birçok kimyasal besini bir yerden bir yere taşır. Karasal ve tatlısu yaşamı için yağışın taşıdığı büyük önemi burada ayrıntılı incelemeye gerek yoktur; yalnızca bir çöl ile verimli bir tropikal ormanın gözönünde canlandırılması yeterlidir.

Karbon döngüsü Atmosferde bulunan veya suda çözünmüş olan karbon dioksit, hemen hemen tüm organik karbonun köken aldığı inorganik karbon kaynağını (deposunu) oluşturur. Geri kalanın çoğu, denizel organizmaların kabuklarını da oluşturan kireç taşının ($CaCO_3$) çökelmesi ile oluşmuş depolardan gelir; suyun kireç taşı üzerindeki aşındırıcı etkisi CO_2'in suya geçmesini sağlar. Karbonu bu inorganik rezervlerden çıkaran ve onu canlıların karmaşık organik molekülleri şeklinde bağlayan fotosentezdir (Şek. 40.6). Bu organik moleküllerin bir kısmı kısa bir süre sonra tekrar parçalanır ve karbon, bitkilerin kendi solunumları sırasında CO_2 olarak serbest bı-

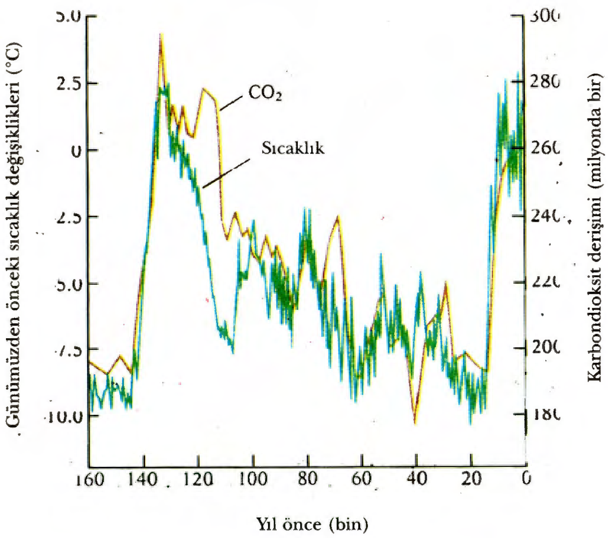


40.7 Son 10.000 yılda atmosferik metanda artış Buzullarda saklanmış durumda bulunan hava örnekleri, geçmişteki dünya atmosferinin bileşimini belirlemede kullanılabilir. CO_2 konsantrasyonu ile sıkı ilişkide olan metan düzeyi, son 200 yılda çarpıcı bir şekilde yükselmiştir. Metanın çoğu, bataklıklardaki oksijensiz soluyan organizmalar tarafından salınırsa da, sığırlar, geviş getiren hayvanlar ve fosil yakıt tüketimi de önemli kaynaklardır.

rakılır. Ancak büyük bir bölümü, bitkiler ölünceye, yakılıncaya veya hayvanlar tarafından yeninceye kadar bitki bünyesinde kalır. Hayvanlar tarafından bitkilerden elde edilen karbon, solunum sırasında serbest bırakılabilir veya vücut atıkları ile daha karmaşık bileşikler içinde atılabilir veya hayvanlar ölünceye kadar onların vücutlarında kalır. Genelde hayvan atıkları, hem bitki hem de hayvanların ölü vücutları, ayrıştırıcılar tarafından parçalanır ve karbon, CO_2 olarak salınır. Karbon, ister yalnız bir veya iki trofik düzeyi kapsayan kısa bir yol, isterse üç, dört veya daha fazlasını kapsayan uzun bir yol izlesin, sonunda çoğu, başlangıçta bulunduğu, havaya veya suya CO_2 olarak geri döner. Öyleyse bu bir gerçek döngüdür, sürekli olarak karbon, inorganik depolardan canlı sistemlere ve sonra tekrar geriye doğru hareket etmektedir.

Belirtilen bu yollar karbonun oldukça hızlı hareket ettiği yollardır. Sistemdeki döngünün tamamlanması yalnızca dakikalar, saatler veya en çok bir kaç yıl alabilir. Bununla birlikte, daha uzun süren değişik yollar da vardır. Organizmaların ölü vücutlarının parçalanması uzun sürer; kömür, petrol veya kayaya (özellikle kireç taşına) dönüştürülür. Bu şekillerdeki karbon, çok uzun peryotlarda, döngüden uzaklaştırılsa da, bir kısmı kömür, petrol ve gaz (fosil yakıtlar) halinde yakılarak veya kayaçların yeterince aşınması ile sonunda inorganik depolara dönebilir. İnsanlar, bu karbonun aktif döngüye katılmasını önemli oranlarda hızlandırmaktadır.

Fosil yakıtların yanmasıyla salınan CO_2'in, yaklaşık yarısı atmosferde kalır ve kalanın bir kısmı da okyanuslar tarafından absorblanır. Atmosferdeki CO_2 birikimi, ormanların yakılması, yollar, binalar ve tarım için diğer alanların açılmasıyla çarpıcı olarak artmaktadır. (Tarımsal bitkiler, yerini aldıkları doğal bitki örtüsünden genelde daha az CO_2 fikse ederler; çünkü bunlar oldukça kısa bir zaman için yüksek verimlilik gösterirler (Bk. Şek. 39.41, sayfa 1150); kültür bitkileri eğrinin 0'dan 1 yıla dek olan bölümüyle gösterilmektedir. Bu sırada, doğal bitki örtüsü tarafından toprakta oluşturulan organik döküntü

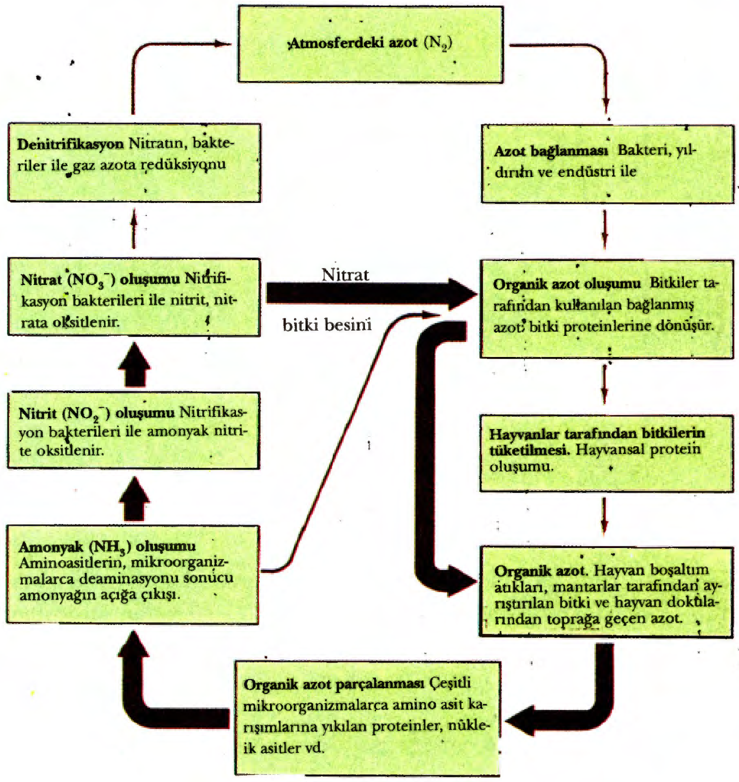


40.8 Atmosferik CO_2 konsantrasyonu ile ortalama sıcaklık ilişkisi
Küresel sıcaklık (Antartika buzullarında biriken buz miktarı ile ölçülen), son 160.000 yılda, atmosferik CO_2 düzeyi ile oldukça ilişkilidir. Bu verinin yorumu tartışmalı olsa da, birçok durumda CO_2 düzeyi sıcaklık değişimlerini izliyor gibi görünür; şayet sıkı bir neden sonuç ilişkisi var ise, CO_2 değişimleri, sıcaklık dalgalanmalarından önce gelmelidir.

rezervi, içerdiği karbonu atmosfere CO_2 olarak salarak, yavaş bir şekilde parçalanır). İnsanın bu etkinlikleri, son yüzyılda, atmosferik CO_2 ve CH_4'ı %15 oranında artırmıştır; CO_2 ve CH_4 konsantrasyonlarının gelecek yüzyıl içinde iki katına çıkma olasılığı vardır (Şek. 40.7).

Karbondioksit ve metan, yeryüzündeki sıcaklığın düzenlenmesinde tamamlayıcı bir rol oynarlar. Dünyadan yansıyan ısı, atmosferde CO_2 ve CH_4 tarafından absorblanır ve yüzeye geri yansıtılır. Bu, sera etkisi olarak adlandırılan bir etki yaratır. Buna bağlı olarak atmosferdeki CO_2 ve CH_4 düzeylerindeki artış, dünya sıcaklığındaki artışa neden olabilir. Su buharı ve atmosferdeki partiküller kadar, toplam bulut örtüsü ve dağılımı da insan etkinliklerinin bir sonucu olarak değişmekte olup, solar (güneş) radyasyonun yeryüzünden geri yansımasında etkili olabilir. İnsan aktivitelerinin iklimi nasıl etkileyeceğini tahmin etmek zordur. Bununla birlikte tarihsel kanıtlar, CO_2 ve ondan yaklaşık 50 kez daha aktif olan CH_4 konsantrasyonları ile sıcaklık arasında kuvvetli bir bağlantı olduğunu göstermektedir (Şek 40.8). En son tahminler dünyanın ortalama sıcaklığının gelecek 20-30 yılda, en azından 2-3°C artacağını göstermektedir. Dünya sıcaklığındaki bu küçük artış, deniz düzeyinde bir kaç metrelik yükselmeye neden olacak şekilde kutuplardaki ve diğer buzulların erimesi için yeterlidir. Kıyısal alanlar ve özellikle New York gibi büyük liman şehirleri için sonuç, felaket olacaktır.

Azot döngüsü Kommünite metabolizmasında diğer önemli bir element, amino asitlerin ve nükleik asitlerin yapısına katılan azottur. İnorganik azot kaynağı, atmosferin kabaca %78'ini oluşturan gaz halindeki N_2'dir. N_2'nin biyolojik aktivitesi çok azdır. Bu gaz organizmaların vücuduna girerse de, çoğu durumda yaşam süreçlerinde herhangi bir rol oynamadan geri döner. Bununla birlikte, bazı mik-



40.9. Azot döngüsü
Mikroorganizmaların temel rol oynadığı birçok basamak, yüksek formların kendi varlıklarını sürdürmek için, bakterilere (özellikle siyanobakterilere) ve daha az olarak mantarlara ne denli bağlı olduklarını göstermektedir. Organizmalar tarafından kullanılan azotun çoğu, okyanus ve toprak içinde döngüsünü tamamlar, atmosfere hiç girmez. Organik azot kısa sürelerle sedimanlara girerek ortadan kalkar, uzun süreler içinde yer altı suyuna geçerek döngüsünü tamamlar, NH_3, NO_2 ve NO_3 olarak yitirilir.

roorganizmalar –özellikle siyanobakteriler– N_2'u diğer organizmaların yararlanabileceği maddelerin sentezinde kullanabilir. Bu işlem **azot fiksasyonu** olarak bilinir.

Şimşek gibi elektrik deşarjlarının bir sonucu olarak, bir miktar azot fiksasyonu gerçekleşebilmesine ve şu an ticari gübrelerle giderek daha fazla azot sağlanmasına karşılık, dünyadaki ekosistemler için kullanılabilir azotun büyük bölümü mikroorganizmalar tarafından biyolojik azot fiksasyonu ile sağlanmaktadır (Şek. 40.9)

Bölüm 26' da gördüğümüz gibi azot fikse eden bakterilerin bazıları, belirgin **nodüllerde** yüksek bitkilerin kökleri ile yakın bir mutualistik ilişki içinde yaşarlar (Şek 40.10). Baklagiller (bezelye ailesine bağlı fasulye, yonca, adi yonca, bakla ve benzerleri gibi) özellikle, çok sayıda kök nodüllerine sahip olmalarıyla bilinirler. Azot fikse eden diğer mikroorganizmalar toprakta veya suda serbest olarak yaşarlar. Azot fikse eden bu organizmaların tümü N_2'u amonyağa (NH_3) indirgerler. Bunlar daha sonra amonyağı ya organik azotlu bileşiklerin sentezinde kullanırlar ya da yaşadıkları su ortamına veya toprağa verirler.

Kök nodüllerindeki bakteriler tespit ettikleri azotun çoğunu, genellikle aminoasit formunda hızlı bir şekilde konakçı bitki sitoplazmasına verirler. Tesbit edilmiş azotun %90 kadarı bu şekilde konakçı sitoplazmasına verilir. Sonuçta baklagiller, azot bakımından fakir

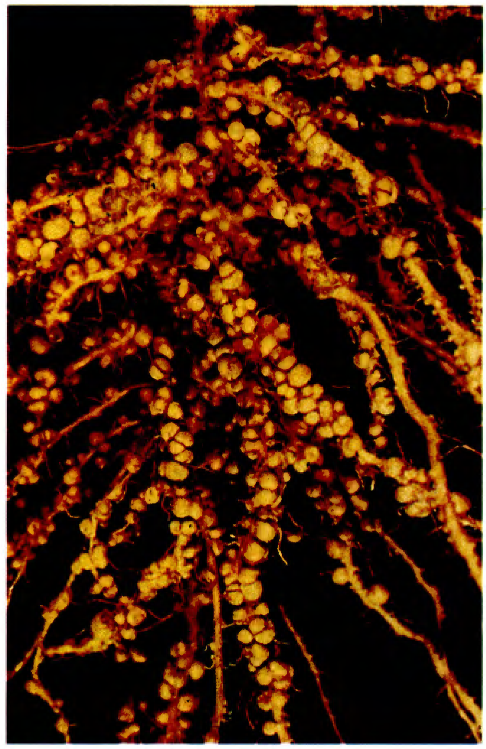
topraklarda gayet iyi gelişebilir. Nodüllerdeki bakteriler, bitkilere gereksinme duydukları tüm azotu sağlamakla kalmayıp, (karşılığında, bitki tarafından besin sağlanır) daha fazlasını üreterek, bunun bir kısmını toprağa verirler.

Diğer bazı bakterilerin (*Azotobacter* ve *Clostridium* gibi) rolü varsa da, toprakta veya suda serbest yaşayan siyanobakteriler en önemli azot fikse eden mikroorganizmalardır. Yıllık olarak dönüm başına 10-15 kg azot fikse edebilen bu organizmalar, bulundukları ortamlara amonyak verirler; öldüklerinde hücrelerinde fikse edilmiş azot, ayrıştırıcı organizmalar tarafından amonyağa parçalanır. Çürükçüller; yeşil bitkiler, hayvanlar veya diğer organizmalar öldüğünde, vücutlarındaki organik azot bileşikleri üzerine ve hayvanların idrar ve dışkılarındaki organik azot bileşikleri üzerine aynı şekilde etki ederek parçalarlar. Bu serbest amonyağın bir kısmı özellikle çayırlar ve orman ağaçları gibi, yüksek bitkilerin kökleri tarafından amonyum iyonları (NH_4^+) olarak alınır ve daha kompleks bileşiklere katılır. Fakat, çiçekli bitkilerin çoğu, nitratı, amonyağa tercih eder. Nitrifikasyonu sağlayan bakteriler tarafından topraktaki amonyaktan üretilen nitrat, yüksek bitkiler için ana azot kaynağıdır.

Nitrifikasyon işlemi genelde ardışık olarak çalışan iki bakteri grubu tarafından gerçekleştirilir. Birinci grup amonyum iyonlarını nitrite (NO_2-) dönüştürür; ikinci grup, bu nitriti, nitrata(NO_3-) dönüştürür ve bunu, bitki kökleri tarafından alınacağı toprağa bırakır. Köklerdeki nitratın çoğu, hızla azotlu organik bileşiklere girer ve daha sonra ya biriktirilir veya iletim dokusuyla bitkinin diğer kısımlarına taşınır.

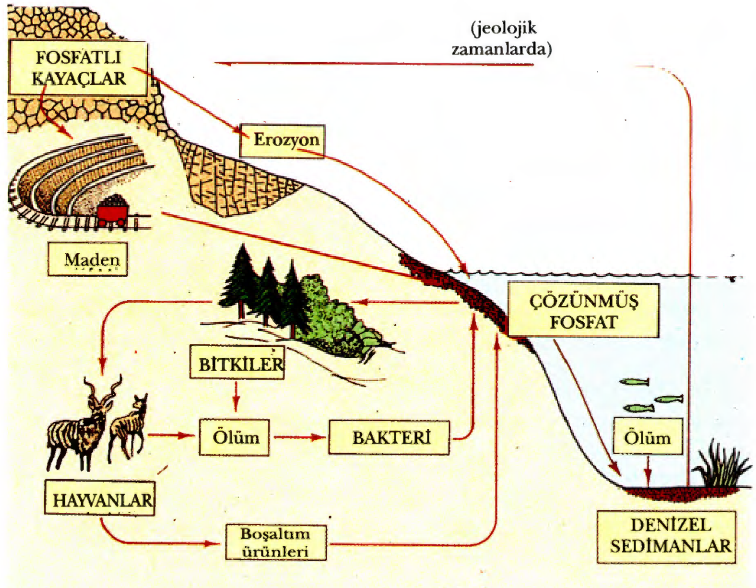
Bitki bünyesindeki azot bileşikleri, sonuçta, bitki öldüğünde ya da o bitkiyi yiyen hayvan öldüğünde veya salgılandığında, ayrıştırıcılar tarafından tekrar amonyağa parçalanabilir. Azotun bitkilerden, ayrıştırıcılara, nitrifikasyon bakterilerine ve bitkilere, tekrar tekrar dönebileceğine dikkat edin. Bu yönüyle azot döngüsü, her bir döngüde havaya veya suya CO_2 geçişini kapsayan karbon döngüsünden farklılık gösterir.

Döngünün her bir turunda azotun atmosfere dönüşü gerekmediği halde, bir kısmı topraktan veya sudan, havaya sürekli akar. Bu, bazı bakterilerin amonyak, nitrit veya nitratı N_2'a dönüştürerek serbest bıraktıkları bir işlem olan ***denitrifikasyon*** ile olur. Kısaca, denitrifikasyon bakterileri, azotu, azot döngüsünün toprak/organizma kısmından uzaklaştırıp, atmosfere geri verirken, azot fikse eden bakteriler bunun tersini yapar: azotu atmosferden alır ve döngünün toprak/organizma kısmına ekler.



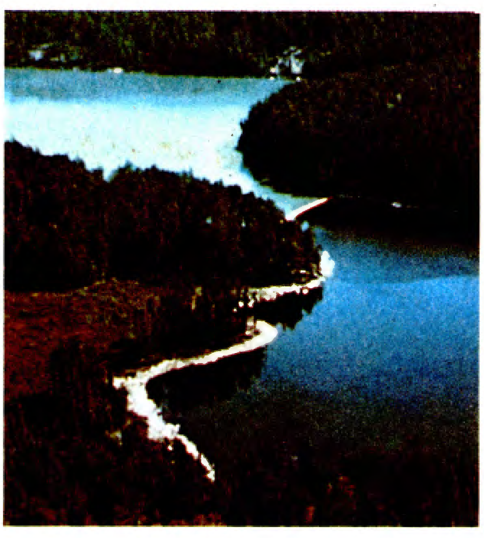
40.10 Azot bağlayan bakterileri içeren nodüllerin (yumrucukların) yer aldığı, yerfıstığı bitkisinin kökleri.

Fosfor döngüsü Yaşam için gerekli diğer mineral fosfordur. Azot gibi, fosfor da ticari gübrelerin ana girdilerinden biridir. Ana kaynağı atmosfer olan karbon ve azotun aksine, fosforun kaynağı kayaçlardadır (Şek. 40.11).



40.11 Fosfor döngüsünün basit olarak şematize edilmesi
Fosfat, kayaçlardan, (insan müdahalesi olmazsa), çok yavaş çözülür. Çözünmüş fosfat, bitkiler tarafından kullanılabilir ve hayvanlara geçebilir. Bir kısmı, hayvanlar tarafından boşaltım atıkları halinde atılır ve hemen çözünme havuzlarına ulaşır. Bitki ve hayvanlar öldüğünde fosfat, vücuttaki nükleik asit gibi, organik bileşiklerden, bakteriler tarafından serbest bırakılır.

Her yıl, büyük miktarlarda çözünmüş fosfat akarsularla, denizlere taşınır. Fosforun eninde sonunda ulaşacağı deniz sedimanlarından yeni kayaçların oluşumu çok yavaş bir süreçtir, bilinen rezervler geniş olduğundan, fosfatlı kayaçlar kısa sürede bitecek gibi görünmemektedir. Buna karşın, toprakta bulunanlar hızla tüketildiğinde, fosfor azottan bile daha sınırlı bir besindir.



40.12. Bir gölün ötrofikasyonunda fosforun sınırlayıcı durumunu gösteren bir alan çalışması
Göl, plastik bir perdeyle iki havuza ayrılmıştır. Uzak havza fosfor, karbon ve azot ile gübrelenmiş; yakın havzaya ise, kontrol amacıyla sadece karbon ve azot verilmiştir. İki ay içinde yakındaki havzanın organik üretiminde bir değişiklik ortaya çıkmamasına karşın, uzaktakinde büyük bir alg patlaması olmuştur.

Doğal koşullarda, azota göre organizmalar için elverişli fosfor çok daha azdır; örneğin, doğal sularda fosfor/azot oranı yaklaşık 1/23'dür. Bununla birlikte, madencilik yılda yaklaşık 3 milyar ton fosforun, kayaçlardan, döngünün su/organizma kısmına geçişini büyük ölçüde hızlandırmıştır. Pek çok tatlısu gölünde, algler için normal sınırlayıcı kaynak olan bu mineral, bugün lağım sularıyla ve tarımda kullanılan inorganik gübreler aracılığıyla sucul ortamlara önemli miktarlarda girmektedir. Bunun bir sonucu, yoğun alg veya siyanobakteri patlamaları ile suların yüzeyinin ve kıyı bölgelerinin, çözünmekte olan organik maddelerle kaplanmasıdır (Şek. 40.12).

Alg patlamalarına bağlı olarak fotosentetik üretim artışının, besin zincirlerinin daha yüksek seviyeleri için daha fazla besin sağlayabileceği ve bu şekilde biyotik kommüniteye yararlı olabileceği beklenebilirdi. Fakat alglerin aşırı büyümesi gerçekte besin zincirlerindeki pek çok yüksek seviyeyi yok etmektedir. Büyüme mevsiminin sonunda, birçok alg ölür, dibe batar ve bu bir sonraki yıl heterotrofik bakterilerin kütle halinde çoğalmalarını getirir. Ayrıştırıcı bakteriler derin ve soğuk göl tabakalarındaki oksijenin çoğunu tüketecek kadar aktiftirler, sonuçta alabalık, turnabalığı, ringabalığı ve mersinbalığı gibi soğuk su balıkları oksijensizlikten boğulur ve bunların yerini sazan ve yayın gibi daha az değerli türler alır. Suyun, oksijensizleşmesi dip çamurunda da kimyasal değişikliklere neden olarak pis kokulu, bazen toksik olan gazların miktarında artışa yol açar. Bu değişiklikler, **ötrofikasyon**un hızlandırılmış bir formuna veya, bazı göllerde "kültürel ötrofikasyon" da denilen, besin zenginleşmesine yol açar.[3]

Son zamanlarda, deterjanların fosfat içeriğindeki azalma ile birlikte, kanalizasyon atıklarının iyice arıtılması, göllerin görünümün-

[3] Göllerin yaşlanmasının normal seyri olan doğal ötrofikasyonda, besinsel elementler ve organik madde birikimi vardır ve bu tipik süksesyon evrelerini yaratır. Buna karşı, kültürel ötrofikasyonda, tür çeşitliliği büyük oranda azalmaktadır.

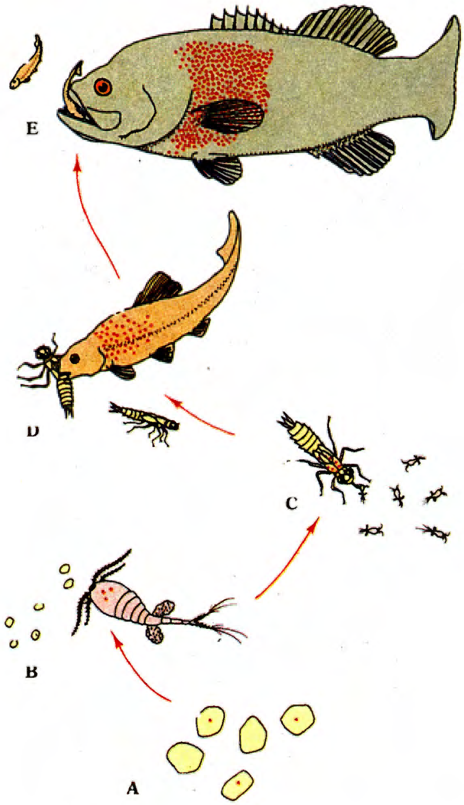
deki ve biyotik kompozisyonundaki istenmeyen değişiklikleri azaltacak olsa da sonuçta tamamen engellemeyecektir. Çünkü kirlenme oluşturan fosforun en az yüzde 30'u tarımsal kaynaklı olup, bu mineral artan nüfusu beslemek üzere kültür bitkilerinin fazla miktarlarda üretimi için gereklidir. Bunun ötesinde fosfatın uzaklaştırılmasında çok etkili olmasına karşılık, üç aşamalı arıtım, bozulmamış nehir ağızlarında en önemli doğal sınırlayıcı faktör olan nitratları uzaklaştırmada o kadar etkili değildir. Bundan dolayı, fosfatlı deterjanlardan, nitratlı deterjanlara geçilmesi estuarinlere değil, göllere yararlı olacaktır. Böyle besleyicilerden arındırılmış yeni deterjanlar geliştirilinceye veya daha etkili kanalizasyon sularını temizleme yöntemleri geliştirilinceye kadar, azot veya fosfat içermeyen sabunlara dönüş zorunlu olabilir.

Ticari kimyasallar Modern endüstri ve tarım, önemli miktarlarda yeni veya önceleri çok nadir olan kimyasalları çevreye salmaktadır. Birleşik Devletler Besin ve İlaç İdaresi, her yıl yüzlerce yeni ilave ile, bu sayıyı yaklaşık yarım milyon olarak tahmin etmektedir. Ekosistemlere giriş yolları yalnızca birkaçı için bilinmektedir. Çoğu muhtemelen doğal döngülere katılacak ve zararsız olan daha basit maddelere dönüşecektir. Fakat birçoğu doğal maddelerden çok farklı olup, biyosfer üzerindeki etkilerinin neler olabileceğine ilişkin, henüz bir fikrimiz yoktur. Örneğin, güçlü bir insektisit olan dioxin, doğal olarak var olan steroyid hormonları taklide yönelir. Endüstriyel işlemlerin yan ürünlerinin çoğu kimyasal olarak tam karakterize edilmemiştir. Son 20-30 yılda tehlikeli oldukları keşfedilen bazı maddeler, kesinlikle yaşama zarar verecektir. Fakat ne kadar ve hangi organizmalara zararlı olacaktır? Bu sorularla ilgili olarak gelecekte pek çok ekolojik araştırma yapılmalıdır.

Serbest formda zararlı olmayan bir madde, mikroorganizmalarla veya doğal fiziksel işlemlerle, tamamen farklı özelliklerdeki başka maddelere dönüşebileceğinden, durum daha da karmaşıktır. Bazı plastik fabrikalarına yakın su kaynaklarındaki civa kirliliğinde durum böyledir. Civa, orijinal olarak kararlı olduğu düşünülen çözünemeyen ve toksik olmayan formda ortama verilir. Oysa, civa, dip çamuruna yerleştiğinde, mikroorganizmalar tarafından yüksek organizmalarda biriken, suda çözünebilir bir bileşik olan metil civaya dönüştürülür. Sonuçta oluşan civa zehirlenmesi, insanlarda ve diğer üst predatörlerde çok şiddetlidir.

Plastik fabrikalarından ve belirli fungisitlerden gelen civanın, üst predatörlerdeki zararlı etkisi "**biyolojik birikim**" olarak isimlendirilen yaygın bir olaya örnek oluşturur. Eğer kalıcı bir kimyasal (biyolojik olarak bulunmayan bir bileşik) atılmak yerine vücut içinde tutuluyorsa, besin zincirinde yukarıya doğru gidildikçe daha fazla birikme eğilimi gösterecektir (Şek. 40.13).

DDT (şu an neredeyse tüm organizmaların yağ dokusunda bulunacak kadar çok dağılmış, kalıcı bir insektisit)'nin etkisi, biyolojik birikim nedeniyle kartal, şahin ve balık kartalı gibi predatör kuşlar üzerinde, tohum yiyen kuşlardakine göre daha şiddetli olmuştur. Bu kuşların üreme oranları, DDT ve metabolitleri, DDD ve DDE, ince kabuklu yumurtaların kolayca kırılmasına neden olacak şekilde (Şek. 40.14), yumurta kabuklarında kalsiyum birikimi ile ilişkiye gi-



40.13 Biyolojik yükseltgenme örneği
(A) Besin zincirinin alt halkalarındaki bir hücreli bitki türlerinin bazı bireyleri, az miktarda, boşaltımla atılamayan kararlı bir kimyasal almıştır. (B) Küçük crustacea (kabuklular), **Cyclops** türleri, bu bitkileri yediklerinde, kimyasalı kendi dokularına katarlar. Zincirdeki diğer organizmalar gibi, onlarda da bu değişik kimyasal maddeyi metabolize edecek veya boşaltacak biyokimyasal yollar yoktur. (C) Helikopter böceklerinin nimfleri, çok sayıda **Cyclops** yiyerek bu kimyasalları depolar. (D) Daha ileri bir yükseltgenme, küçük bir balığın, birçok helikopter böceği nimfini yemesiyle ortaya çıkar.
(E) Bu besin zincirinin üst predatörü, örneğin bir levrek, balıklardan çok sayıda yediğinde, dokularında çok yüksek konsantrasyonlarda kimyasal birikir.



40.14. **DDT'nin balık kartalı üzerindeki etkisi** 1950'de bu fotoğrafın çekildiği Connecticut Nehri'nin ağzında, 200'den fazla balık kartalı çifti yuvalanmıştı. 1970'de yalnızca 6 çift gözlenmiştir; lokal populasyondaki azalma, DDT'nin ve ilişkili hidrokarbonların bu kuşların yumurta kabuklarındaki kalsifikasyon üzerindeki zararlı etkilerine bağlanmıştır. Hidrokarbonlar, insektisitli ve herbisitli spreylerin, lokal dere ve nehirlere ulaşması ile sisteme girmiş ve su bitkilerini tüketen balıklar üzerinde beslenen balık kartalında birikmiştir. İnkubasyon sırasında büyük ölçüde zayıflamış yumurtaların kabuğu kırıldığı için, bir yavru üretimi için yaklaşık 10 yumurta gerekir. Yukarıda yuvadaki iki yumurta ve kırılmış bir kabuk; aşağıda ise, yumurtadan çıkmayı başarabilmiş birkaç yavru ve dişi bir balık kartalı görülmektedir. 1970'den beri kimyasal kullanımındaki yasaktan dolayı, lokal populasyon önemli oranda artmıştır.

rer. Günümüzde DDT büyük ölçüde yasaklanmış olup etkilenmiş bazı türler iyileşme sürecindedir.

Oldukça farklı bir yol ile, insan yapımı florokarbonlar (klimaların ve buzdolaplarının kompresörlerinde ve deodorantlarda püskürmeyi sağlayıcı olarak kullanılan) atmosferik ozon düzeyinde, yıllık %1 oranında beklenmeyen bir azaltıcı etki yapmıştır (Şek. 40.15). Ozon, dünya yüzeyini gerçekte yaşanmaz kılacak, zararlı ultraviyole ışınlarının çoğunu absorblar. Florokarbon kullanımını ortadan kaldırmak ve mevcut kompresörlerde (özellikle otomobil klimalarında) gazı yeniden çevrime sokmak için gösterilen uluslararası çabalar salınımın oranını önemli ölçüde azaltabilir; ancak florokarbonlar çok kararlıdır. Bu nedenle ozon parçalanmasını katalizleyici etkisini onlarca yıl daha sürdürecektir. U.V'deki bu artışa maruz kalmamız (özellikle tropikler dışında) kaçınılmaz gibi görünmektedir.

TOPRAKLARIN ROLÜ

Toprak, bitkiler için sadece substrat olarak değil, aynı zamanda azot, fosfor, kalsium, kükürt, potasyum ve döngülerini tartışmadığımız diğer iyonları da kapsayan gerekli mineraller ve su için de kaynak olarak işlev görür. Bu minerallerin her biri, bitkiye, topraktaki su ile çözünmüş olarak gelir. Toprağın partikül büyüklüğü, organik madde miktarı ve pH gibi özellikleri çok önemli rol oynar; bu faktörler su ve minerallerin bitki için uygunluğunu ve bu maddelerin toprak içinde hareket hızını belirlemeye yardım eder.

Toprakların çoğu, mineral partikülleri, organik madde, su, çözünebilen kimyasal bileşikler ve havanın bir karışımıdır. Bu karışım içindeki baskın bileşenler, büyük ölçüde silisyum ve alüminyumdan (iyi topraklarda) oluşan, mineral partikülleridir. Bunlar boyut olarak çok küçük kil partiküllerinden (çapı 0.002 mm'den daha küçük) mil partiküllerine (0.002-0.05 mm) ve kum tanelerine (0.05-2.0 mm) dek çeşitlilik gösterirler. Herhangi bir topraktaki kil, mil ve kum partiküllerinin oranı, toprağın diğer birçok özelliğini belirler. Örneğin, hacim olarak %20'den daha az mil ve kil partiküllerinden oluşan çok kumlu topraklar, hacimce pek çok hava boşluğuna sahiptir; ancak bunlar çok porlu olup partikülleri, suyu bağlamak için küçük bir yüzey alanına (hacimleriyle karşılaştırıldığında) sahip olduğundan, su hızla süzülür ve pek çok bitki çeşidinin büyümesi için uygun değildir. Kil yüzdesi arttıkça toprağın su tutma oranı da artar, aşırı miktarda kil içeren topraklarda drenaj çok düşük olup su, partiküllere öylesine sıkıca bağlanır ki hava boşlukları tamamıyle su ile dolar; suyla dolu böyle topraklara birkaç bitki adapte olmuştur. Farklı bitki türleri, farklı toprak tiplerine uyum göstermesine karşın, bitkilerin çoğu her büyüklükte partikül içeren (örneğin %24 kil, %29 mil, %30 ince kum, %17 kaba kum) ve **loam** olarak bilinen toprak tipinde, en iyi büyüme gösterir. Böyle topraklarda drenaj iyidir ancak aşırı değildir, havalandırma iyidir, toprak partikülleri su filmi ile sarılıdır; fakat yine de aralarında çok sayıda hava boşluğu vardır.

Loamlar ayrıca, çoğu bitkisel kökenli, önemli miktarlarda (kabaca %3-10) organik madde içerirler. Bu madde ayrıştıkça, bitkinin iyi büyümesi için gerekli inorganik maddeler de toprağa salınır. Bu şekilde organik maddeler toprak verimliliğine katkıda bulunur. Ayrıca

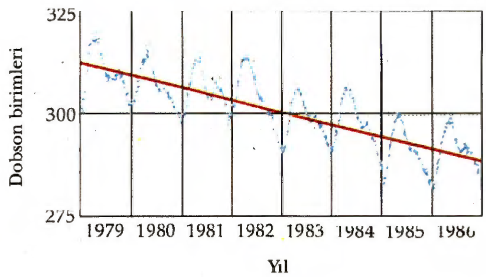
daha porlu, süngerimsi bir yapıya sahip olduğundan, yüksek kil içerikli toprakların gevşemesine, por boşluklarının oranını arttırarak drenaj ve havalanmanın gelişmesine yardım eder. Bu, özellikle organik materyal, çoğunlukla selüloz ve ligninin parçalanma ürünlerinden oluşan **humus** formunda iken geçerlidir (Şek. 40.16). Humusun kumlu topraklarda ters etkiye sahip oluşu ilginçtir. Humus böyle topraklarda, toprakta tutulan su miktarını artıracak şekilde kum tanelerini biraraya getirerek por büyüklüğünü azaltır. Görüldüğü üzere organizmalar yalnızca fiziksel çevrelerinden etkilenmeyip, aynı zamanda da çevreyi değiştirirler.

Kil partiküllerinin oranı, yalnızca toprağın fiziksel yapısını, havalanmasını, su tutma kapasitesini değil, kısmen kil partiküllerinin su hareketi üzerindeki etkileri nedeniyle, belirli minerallerin miktarını ve bitkiler tarafından kullanılabilirliğini de etkiler. Örneğin, su, topraktan aşağıya çok hızlı ve büyük miktarlarda akarsa, pek çok önemli mineral, köklerin ulaşamayacağı kaya tabakalarının altına gidecektir. Nitrat iyonları süzülmeye duyarlı olup, sülfat, kalsiyum ve potasyum iyonları da topraktan hızla uzaklaştırılabilirler.

Kalsiyumun aşırı şekilde kaybı, toprağı asitleştireceğinden çok önemlidir. Birçok bitki hafif asitli topraklarda iyi büyürken, rododendronlar ve *Vaccinium macrocarpum* gibi bazı türler asidik koşullara iyi uyum gösterirler, büyük bir bölümü ise kuvvetli asidik topraklarda iyi gelişmezler. Toprak asiditesi, çözünürlüğü dolayısıyla demir, manganez, fosfat ve diğer bazı iyonların kullanılabilirliğini etkiler (Bk. Şek. 26.11 say:753), ve katyonların süzülmesine neden olur. Yüksek asidite, toprağı devamlı işlemeleri, inceleştirmeleri, karıştırmaları ve de organik maddeyi parçalamaları bakımından önemli olan bir çok toprak organizmasının aktivitesini de engeller.

Tekrar tekrar iyonların, bitkilerce "kullanılabilirliğinden" söz ediyoruz. Toprakta mevcut çeşitli iyonların toplam miktarlarını veren kimyasal analizler yanıltıcı olabilir. Çünkü bu iyonların belirli bir miktarı serbest olmayıp, bitkiler için kullanılabilir durumda değildir. Genelde toprak suyunda serbest bulunan iyonlarla, organik partiküller ve kolloyidal kil partikülleri yüzeyinde adsorblanmış olarak bulunan iyonlar arasında karmaşık bir denge vardır. Asiditenin önemli bir örnek oluşturduğu pek çok faktör, partiküllere bağlı iyonların oranını artırıp böylece kullanılabilirliği azaltarak veya topraktaki suda bulunan serbest iyonların oranını artırarak bu dengeyi değiştirebilir.

Hava koşulları bile toprağın iyonik durumunu etkileyebilir. New Hampshire'de, Hubberd Brook'ta deney ormanında yapılan kapsamlı bir çalışma, büyük bir olasılıkla havaya sanayiden kükürt dioksit salınması nedeniyle, yağmurda ölçülebilir miktarda sülfirik asit bulunduğunu göstermiştir. Asitten gelen hidrojen iyonları, toprak partikülleri üzerinde negatif şarjlı bölgelerden Ca^{++}, Mn^{++}, K^{+} ve Fe^{++} gibi besin katyonlarıyla yer değiştirir. Bunun sonucu olarak iyonlar topraktan akarsulara ve göllere daha hızlı süzülür. Bu katyonların kaybına karşılık, bitki köklerinden alınmak için, kalan besin iyonlarıyla rekabet eden toksik alüminyum iyonları (Al^{+++}) serbest kalır. Toprak asiditesi, ağaç köklerindeki simbiyotik mantarları öldüren ve bu tabakadan geçen suyu daha da asitleştiren, belirli yosunların gelişimi için uygun ortam sağlar. **Asit yağmurlarının** sonucu olarak bu şe-



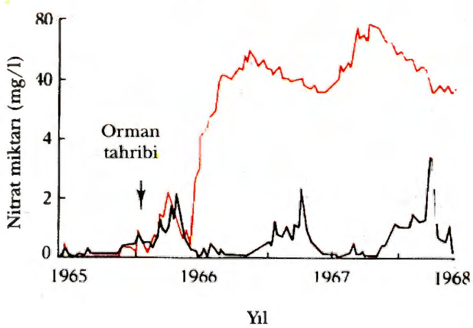
40.15 Atmosferik ozon düzeyinde azalma
Sekiz yıllık dönemde herbir gün için ortalama küresel ozon konsantrasyonu gösterilmiştir. Hem mevsimsel bir ritm hem de orta enlemlerde uzun vade de yaklaşık yılda %0,035'lik bir azalma eğilimi vardır. Azalma kışın en fazla olup kutup enlemlerinde çok fazla, tropikal bölgelerde ise daha az ozon kaybı vardır.



40.16 Humusta yetişen bitkiler
Yüksek miktarlarda selüloz ve lignin içeren organik çözünme ürünleri humusu oluşturur. Burada, Washington Olimpik Yağmur Ormanı Parkında, orman tabanındaki odunsu bitkilerin çürümesiyle oluşan alttaki yoğun humus tabakası, topraktan süzülen su ve havalanmayı artırır ve bitkiler için gerekli organik maddeleri sağlar.



40.17 Asit yağmurlarının ormanlara zararı
Bu ağaçlar, Kuzeydoğu New York'ta, Adirondack dağlarındaki orman toprağı üzerine asit yağmurlarının etkisini göstermektedir.



40.18 Hubbard Brook'taki deney ormanında, orman tahribinin sonucu olarak nitrat akışındaki değişiklikler
Renkli eğri, orman tahribinin olduğu alandaki akarsularda, siyah eğri de dokunulmamış alandaki nitrat çıktısını göstermektedir. Orman tahribinden kısa bir zaman sonra, deney alanındaki çıktı, önceki düzeyinden 40 kez daha fazla olmuş, dokunulmamış alanda ise aynı düzeyde kalmıştır (dikey eksenin doğrusal olmadığına dikkat ediniz).

kilde toprak verimliliği kaybı ve toksisite artışı çok yaygın olup bugün Kuzey Amerika ve Kuzey Avrupa ormanlarını tehdit eden hava kirliliğinin şimdiye kadar bilinmeyen zararlarını sergilediğine ilişkin kanıtlar artmaktadır (Şek.40.17). Besleyicilerin ve toksik Al^{+++}'un göllere süzülmesi, ötrofikasyonu da hızlandırır, bu şekilde birçok gölde bulunan türlerin karakter ve bolluğunda önemli değişikliklere yol açar. Kükürt emisyonlarının kontrolü fevkalade zor bir ekonomik problemdir. Yüksek kükürtlü yakıtların yakılmasına karşı alternatiflere –nükleer enerji üretim santralleri, doğal gaz ve düşük kükürtlü petrol– şimdilik şüpheyle yaklaşılmaktadır; ayrıca kükürt dioksit atıkları asit yağmuru tarafından etkilenmiş alanlardan çok uzaklaştırılmalıdır. Öyleyse düşük kükürt yakılmasının bir yan ürünü olan ozonun (O_3), fotosentezin etkinliğini önemli düzeyde azaltabileceği ve ormanlara zarar veren önemli bir faktör olabileceği görülmektedir.[4]

Toprak üzerindeki vejetasyonun bazı etkileri, Hubbard Brook çalışmasında çarpıcı olarak gösterilmiştir. Araştırıcılar, ilk önce birkaç yıl boyunca özel bir su havzasında besin girdi ve çıktısının ilk ölçümlerini elde ettikten sonra, su havzasındaki bütün bitki örtüsünü ortadan kaldırıp giriş ve çıkışları tekrar izlemiştir. Araştırıcılar suyun akış hacminin öncekinden çok daha fazla arttığını bulmuşlardır (bir peryod boyunca, %418 daha fazla) –buharlaşma yüzeylerinin ortadan kaldırılması ile su döngüsünün beklenen bozulması. Toprak verimliliğindeki büyük kayıp ise pek tahmin edilememiştir. Akışla nitrat kaybı büyük miktarlarda olmuş (bozulmamış su havzalarındakinden 45 kat daha fazla) (Şek. 40.18), potasyum (21 kat daha fazla) ve kalsiyum (10 kat daha fazla) gibi besleyicilerin net kayıplarında önemli bir artış gözlenmiştir. Açıkça, bitki örtüsünün kaldırılması besleyicilerin toprak partiküllerine daha az sıkı bağlanmasına ve bunun sonucu olarak süratle süzülerek uzaklaşmalarına neden olacak şekilde toprak kimyasını değiştirmiştir.

Öyleyse, bitki örtüsünün bu toptan tahribi, sadece rüzgar ve su erozyonunda artışa yol açmakla kalmayıp geride kalan toprağın verimliliğinde de şiddetli kayıplara neden olmaktadır. Bir ekosistemin fiziksel kısmının kararlılığı, açıkça organik madde üretimi ve parçalanmasına ve sistemin canlı ve cansız bileşenleri arasında besleyicilerin düzenli olarak akışına bağlıdır.

Ormanların kesilmesi toprak tahribinin tek yolu olmayıp, aşırı otlatma ve diğer ilkel tarım teknikleri de, hiç bir zaman orman oluşmamış alanlarda kalıcı zararlara neden olmuştur. Dicle ve Fırat vadileri, bir zamanlar Sümer uygarlığını beslemiş daha sonra Büyük Babil imparatorluğunun tahıl ambarı olmuştur. Ancak ilkel çiftçilik uygulamaları, bugün kullanılabilen toprak miktarının yüzde 20'nin altına düşmesine neden olacak şekilde aşırı erozyona ve tuzlanmaya yol açmıştır. İlk sulama kanalları mil ile dolmuş ve çok fazla miktarda toprağın yıkanarak İran Körfezine taşınması sonucu, o zamanki Ur limanı şimdi kıyıdan 240 km. geride kalmış ve İran Körfezindeki yapılar 10 m. kalınlıkta mil içerisine gömülmüştür. İnsan etkinlikleri

[4] Yapı olarak kararsız olan, yeryüzünde yanma ile oluşan ozon, stratosfere asla ulaşmaz; bizi UV ışınlarından koruyan ozon ise, çok daha yükseklerde ışık ve O_2 etkileşimi ile oluşur.

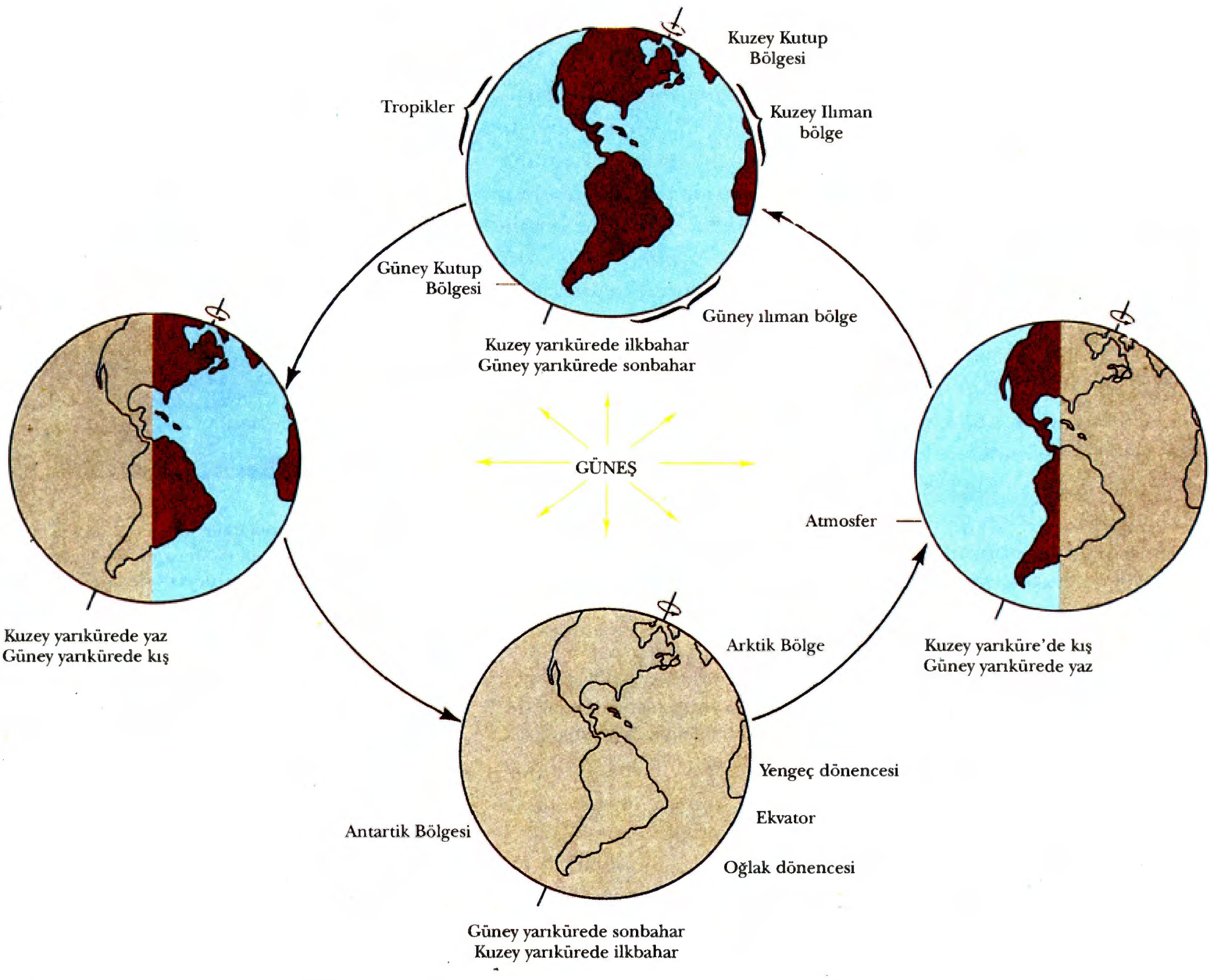
sonucu bir milyon hektardan daha fazla toprağın çöle dönüştüğü Suriye'de de benzer koşullar hakimdir. Birleşik Devletlerin bazı kısımlarında on yıllık bir kuraklık peryodu ile birlikte, doğal çayırlıkların aşırı otlatılması ve sürülmesi, toprak üst katmanlarının yüzlerce kilometre sürüklendiği ve çok büyük alanların çıplak ve kullanışsız hale geldiği 1930'lardaki toz fırtınalarına neden olmuştur. Böyle örnekler, ekolojik krizlerin tamamen modern teknolojinin sonucu olmadığını, fakat, toprak dinamikleri, toprağın tümden tahribi ve barındırdıkları çok sayıdaki türlere ilişkin bilgilerin artışına rağmen, modern teknolojinin düzeni bozduğunu göstermektedir. Örneğin, bugün tropiklerde ağaçlar, yüksek bir oranda kesilmekte, bazen yakılmakta, tarım için toprağı zenginleştirmek çabalarıyla işlenmektedir. Fakat, toprak en fazla birkaç yıl süreyle ekilmekte ve sonunda, topraktaki besinler süzülüp uzaklaştığında terkedilmektedir. Süzülme toprağı çok fakir bıraktığından, dünyanın onaltıda birini kaplayan eski ormanların birçoğu büyük bir olasılıkla hiç yenilenmeyecektir. Yüzbinlerce eşsiz tür ve bunların küresel iklimdeki kritik rolleriyle gezegenimizin bu engin özelliği, onu kurtarmak için etkin ve acil önlemler alınmadığı müddetçe, yaşam süremiz içinde yok olma tehlikesiyle karşılaşacak gibi görünmektedir.



40.19 İran'da tuzlanma belirtileri
İran Körfezi'nde, Hürmüz Adası'ndaki bir nehir açık olarak tuzlanma belirtileri göstermektedir. Sulama suyu, yeraltı su tabakasını yükseltir ve sonunda üst toprak tabakasında birikecek ek tuzluluk getirir. Buradaki tuzlanma buharlaşmayla olmuş ve kıyılarda katılaşmış tuz tabakaları oluşmuştur.

Sulama, kurak alanların verimliliğini büyük oranda artırıcı bir yol olarak görülmüştür. Bununla birlikte, kısa dönemli bir çare olup, uzun dönemde çok zararlı olma olasılığı vardır. Genelde, erozyonun hızlanmasına neden olur; örneğin Birleşik Devletlerde, yaklaşık 2000 sulama barajı bugün mil, kum ve çakıl ile dolu olup, işe yaramaz durumdadır. Diğer durumlarda, sulama, sonuçta bitkilerin üreyemeyeceği kadar çok tuz birikinceye dek toprakta hızlı tuz birikimine (tuzlanma) yol açar. Tuzlu yeraltı suyu üzerindeki toprağa verilen suyun, su tablasının yükselmesine ve böylece tuzun toprağın üst tabakalarına taşınmasına veya, sulama suyunda orijinal olarak bulunan düşük konsantrasyonlardaki tuzların, su buharlaştıkça toprakta birikmesiyle tuzlanma oluşabilir (Şek. 40.19). Dünyadaki en büyük sulanan bölge olan Pakistan'ın Indus Vadisi –15 milyon hektar üzerinde– tuzlanmaya yenik düşmüştür. Sulama sistemi ve toprak iyiydi, yeterli miktarda su verilmesiyle, bereketli ürünlerin üretilmesi bekleniyordu. Fakat, bir gözlemcinin söylediği gibi, "Sonuç hayret vericiydi. Bu geniş alanların üzerinde uçan birisi, kar gibi beyaz tuz kabuklarının parıltısı nedeniyle bunun bir Arktik oluşum olduğunu sanabilir"di. Mısır'da Asuan Barajının sulama sisteminin toprakta benzer tuzlanmaya neden olabileceğine ilişkin belirtiler vardır; bir ekolog, "Asuan Barajı'nın diğer bir milyon hektar toprağın sulanması için tasarlandığını ve bunun Mısır'ı yeni bir felakete götüreceği" yorumunu yapmıştır.

Ümit verici bir gelişme, "damlama yöntemiyle sulamanın" kullanılmasıdır. Bu yöntemde evaporasyonla kaybolmayı önlemek için, hemen hemen tümünün toprağa girmesini sağlayacak bir hızda, su yüksekteki borulardan toprağa damlatılarak tuzlanma azaltılmaktadır. Damlama sulamanın özel bir önemi, arıtılmış kanalizasyon atıklarının kullanılabilmesidir, böylelikle mineraller ekolojik olarak zarar oluşturacakları akarsu ve göllere gitme yerine, gereksinim duydukları karalara yeniden döndürülmektedir.



40.20 Mevsimlerin oluşumu
Dünyanın dönme ekseninin orbital (ekvator) düzlemine 23,5° eğimi nedeniyle, Kuzey yarıküre yazın güneşe doğru eğilir (solda), kışın ise uzaklaşır (sağda). Güneşe yönelmiş kısım, daha dik olarak aydınlandığından, birim alan başına alınan enerji, yazın kıştan daha yüksektir. Güneş ışığının süresi de yazın daha fazladır. Buna karşılık tropikler tüm yıl, kuvvetli ve oransal olarak dik aydınlanma alırken, kutup bölgeleri güneş ışığını daha meyilli alır, dolayısıyla da daha fazla yüzey alana yayılır. Atmosfer tarafından güneş ışığının absorbsiyonu, aydınlanmadaki bu mevsimsel ve enlemsel farklılıklarla artar. Kutup bölgelerine ulaşan güneş ışığı, tropiklerden daha fazla yol aldığından enerjisinin çoğu, yüzeye ulaşmadan dağılır.

Toprakla ilgili bu özet tartışma, dünya ekosistemlerinin hem ne kadar karmaşık, hem de ne kadar duyarlı olduğunu göstermektedir. Geçmişte, insanlar toprağı işlerken daha çok şanslarına güvenmişlerdir. Kendileri için düzenlemedikleri sistemleri anlamaya çalışmayı reddetikleri davranışlar bugün geçmişte kalmıştır. Eğer insanoğlu dünyada yaşamını sürdürecekse ekosistemlerin nasıl çalıştığının anlaşılması ve bu bilginin kullanılması, etik bir zorunluluk haline gelmiştir.

BİYOSFER

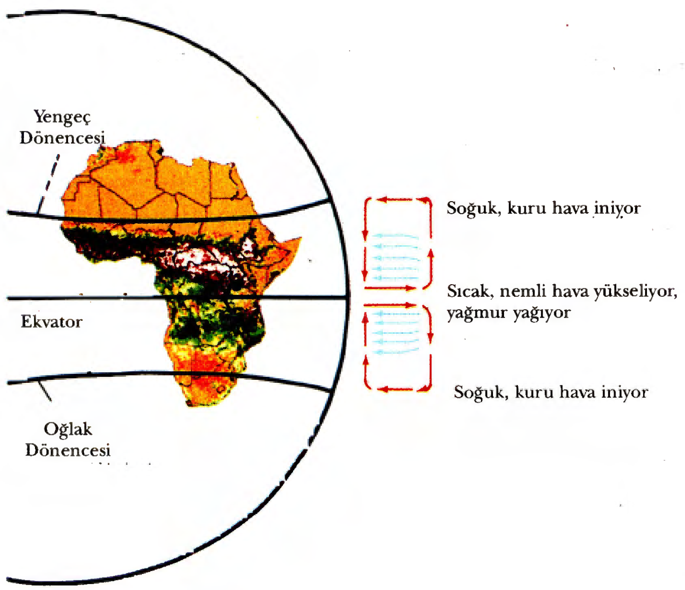
Yeryüzündeki çeşitli kommünitelerin kendi aralarındaki ve çevreleriyle olan ilişkileri karmaşık ve geniş kapsamlıdır. Söylemiş olduğumuz gibi, gerçekte, dünyanın kendisi, biyosfer diye adlandırılan bir ekosistemdir – içiçe geçmiş biyolojik, kimyasal ve fiziksel güçlerin karşılıklı ilişkileri ile birarada bağlanmış, kommüniteler dizisi ve çevrelerinin oluşturduğu kompleksdir. Bu bölümde, fiziksel güçlerin ik-

limde nasıl bölgesel farklılıklar yarattığını ve bu yolla türlerin ve kommünitelerin yeryüzündeki dağılımını nasıl belirgin olarak etkilediğini göreceğiz.

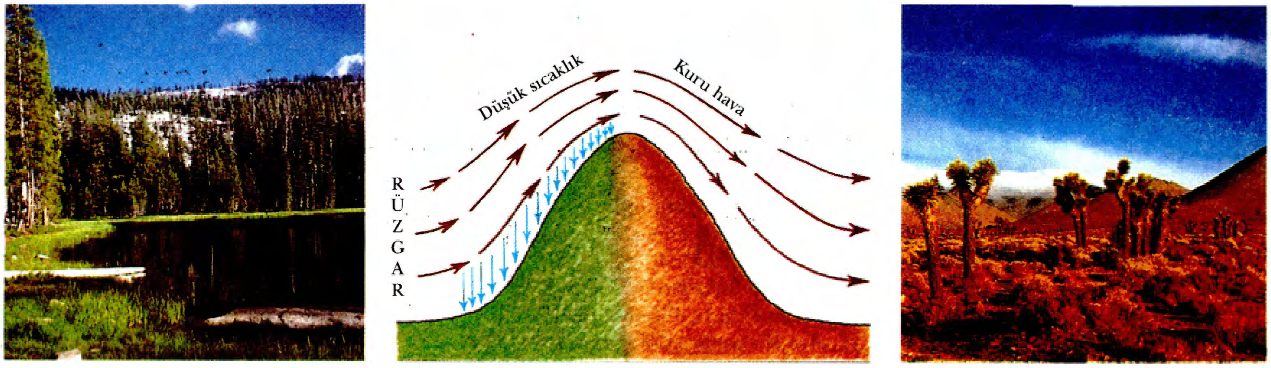
İKLİM VE GÜNEŞ

Güneş yaşam için en büyük enerji kaynağı olup, güneş enerjisinin dağılımı, büyük ölçüde canlıların dağılımını belirler. Güneş dünyayı ısıtıcı radyasyonla yıkasa da, dünyanın yüzeyi kavisli olduğundan, farklı enlemlerdeki bölgeler, farklı yoğunlukta ışın alır ve bunun sonucunda farklı sıcaklık aralıklarına sahip olurlar. Örneğin, tropikler, birim alan başına, orta-kutup enleminden nerdeyse beş kat fazla enerji alır. Bunun ötesinde, dünya dönme ekseninin eğimi nedeniyle, orta-ılıman enlemler, kış başlangıcına göre, yaz başlangıcında iki kat daha fazla güneş enerjisi alır (Şek. 40.20).

Sıcaklığın enlemsel değişikliğine ek olarak, güneş ışınlarının düzgün olmayan dağılımının, başka sonuçları da vardır. Tropiklerde sıcak hava, ılıman zondan, yüzey boyunca serin havayı çekerek yükselme eğilimindedir. Bu durum, çarpıcı olarak yağış dağılımını etkiler. Havanın su tutma kapasitesi, sıcaklık düştükçe azalır ve atmosfer sıcaklığı yüksekliğin artmasıyla düşer. Bunun bir sonucu olarak, yükselen tropikal havadaki nem yoğunlaşır ve tropikleri yağmurla yıkar. Bu hava soğudukça ve nemini kaybettikçe, ekvatordan yukarı doğru yükselir ve uzaklaşır, sonunda yengeç ve oğlak dönenceleri yakınında alçalır (Şek. 40.21). Bunun sonucunda Avustralya, Suudi Arabistan, Güney Afrika Bozkırları, Kuzey Afrika'da Sahara'yı kapsayan alanlar aşırı derecede kurak olma eğilimindedir.



40.21. Yağışın enlemsel düzeni
Ilık nemli hava ekvatorda yukarı yükselerek, soğur ve nemini yağmur olarak bırakır. Sonuçta bu hava alçalarak, (Yengeç ve Oğlak dönencelerinde) çöllerin oluşumuna katkıda bulunur. Havanın bu sirkulasyonu sağdaki oklarla gösterilmiştir. Afrika Kıtası üzerinde etkisi, ultraviyole NASA fotoğraflarında kanıtlanmıştır. Açık alanlarda vejetasyon en fazla; kırmızı alanlarda, bol, yeşil alanlarda ise daha azdır. Kahverengi alanlar çok kuru ve genellikle çıplaktır.



40.22 Yerel (lokal) iklim üzerinde dağların etkisi Nemli hava, dağ boyunca daha yükseklere itilir ve nem, yağmur olarak yoğunlaşır. Sonuçta, Kalifornia, Sierra Nevada'nın batı sınırı boyunca görüldüğü gibi (sol), gür bir vejetasyon oluşur. Dağın diğer tarafında alçalan kuru hava, kurak bir çevre yaratır. Sierra Nevada'nın doğu sınırındaki Mojave Çölü (sağ), dağın alçalan rüzgarları tarafından oluşturulan tipik bir çöldür.

Dağların varlığı, iklimde benzer temel değişikliklere neden olabilir. Tropikal havadaki nemin, daha serin enlemlere taşındığında yoğunlaşmasında olduğu gibi, eserek dağı aşan rüzgardaki nem yükseklerde yoğunlaşma eğilimindedir. Sonuç olarak, hakim rüzgarlara maruz kalan taraf, alçalan kuru hava ile süpürülen taraftan çok daha fazla bereketlidir (Şek. 40.22).

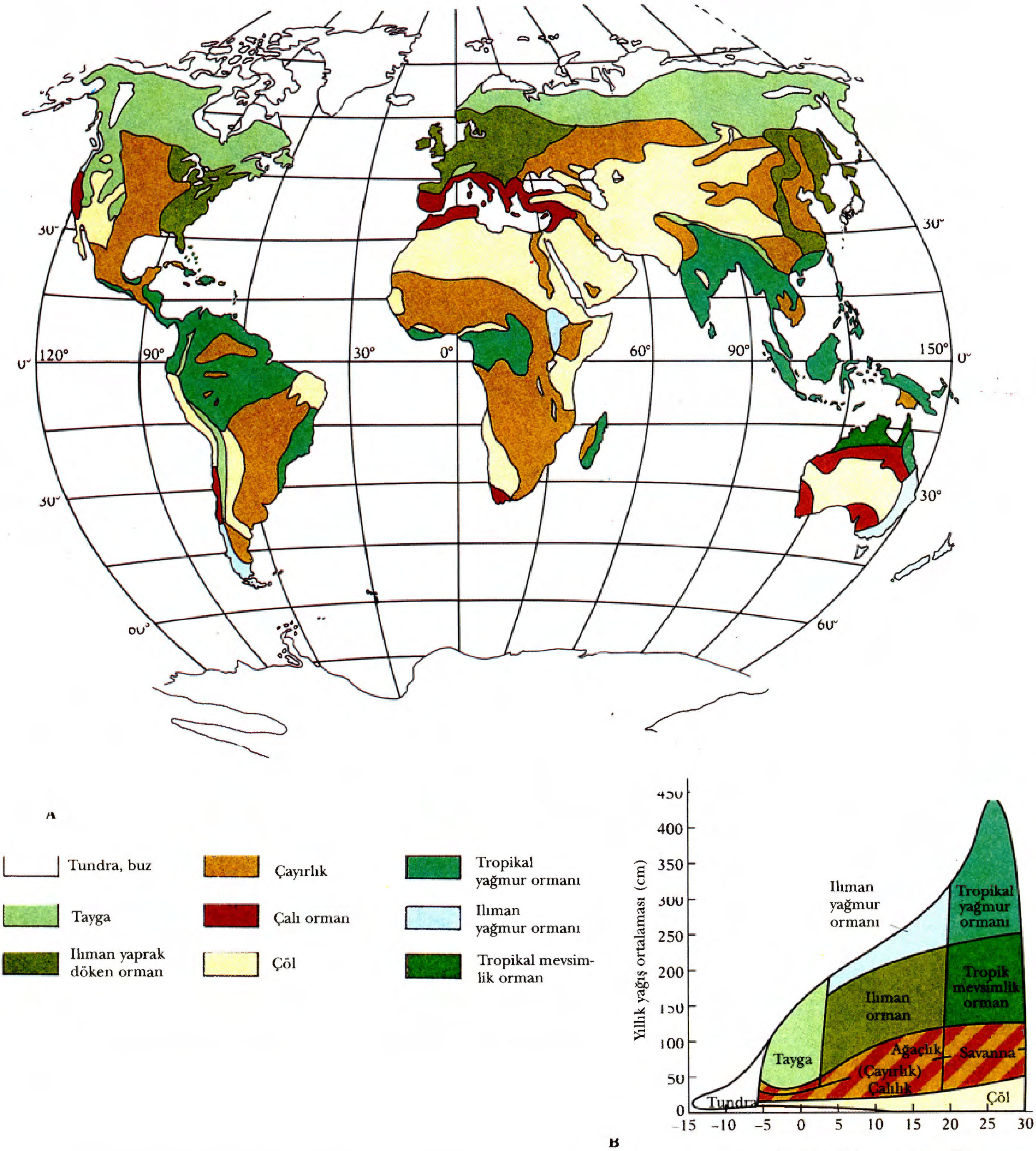
BİYOMLAR

Sıcaklık, rüzgar, nemlilik, enlem, yükseklik ve topoğrafya arasındaki pek çok ilişki genellikle, ***biyom*** olarak adlandırılan geniş biyotik bölgeleri oluşturur (Şek. 40.23B). Her bir biyom tipi, farklı iklim, bitki ve hayvanlarla karakterize edilir. Dünyanın ana biyomlarına kısaca bir göz atalım (Şek. 40.23A).

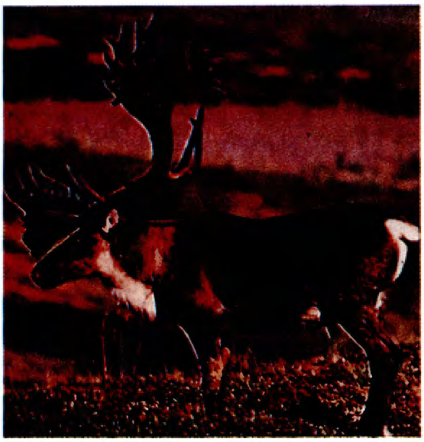
Tundra Kuzey Amerika, Avrupa ve Asya'nın uzak-kuzey kısımları, tundradır. Tundra sadece Kuzey Atlantik ve Bering denizi ile kesilen, kutupların etrafında bir bant oluşturan, dünyanın süreklilik gösteren bir biyomudur. Bu biyom, altındaki toprağın yüzeyi sürekli donmuş olduğu bir bölgeye karşı gelir. Kara, pek çok göl, gölet ve bataklıklarla hafifçe dalgalı bir görünüme sahiptir. (Şek. 40.24)

Rusça'da *tundra* kelimesi Kuzey orman sınırı anlamına geliyorsa da, aslında tundrada az da olsa, ağaç bulunur; ancak bunlar küçük ve çok seyrek olup lokal dominant bitki örtüsü değildir. Toprağın çoğu yosunlarla (özellikle sphagnum) likenlerle (özellikle Rengeyiği yosunları) ve otlarla kaplıdır. Donmaya dayanıklı, kısa ve serin yazlarda hızla gelişerek tundrayı parlak renkli çiçeklerle örten, çok sayıda, çok yıllık küçük otsu bitkiler vardır.

Böcekler (sivrisinekler dahil), özellikle sinekler aşırı derecede boldur. Bu besinin teminine bağlı olarak, çok sayıda kuş, özellikle kıyı kuşları (beyaz karınlı yeşil bacak, yağmurkuşu vb.), su kuşları (ördekler, kazlar vb.) yazın tundralarda yuvalanırken, kış için güneye göçerler. Rengeyiği, kutup kurtları, kutup tilkileri, kutup tavşanları, lemmingler başlıca memelilerden olup, kutup ayıları kıyı yakınındaki tundra kesimlerinde yaygındır. Kısaca, tundra pekçok kişinin dü-



40.23 Dünyadaki başlıca biyomlar
Biyomların dağılımı (A) her bir alandaki sıcaklık ve yağış kombinasyonuna bağlıdır (B) Çayırlıklar ve çalılıklar benzer koşullarda var olabilir; Hangi biyomun üstün olacağı yağışın yıl boyu dağılımına ve diğer lokal koşullara bağlıdır.





40.24 Tundra
Sağda: Alaska'da tundra, ilkbahar görünümü.
Yukarıda : Tundranın tipik hayvanı, Ren geyiği.

şündüğü gibi yaşamın olmadığı kısır bir bölge olmayıp yaz süresince yaşamla doludur. Tundradaki bireylerin sayısı genelde çok fazla ise de türlerin sayısı çok sınırlıdır.

Tayga Hem Kuzey Amerika hem de Avrasya'da, tundranın güneyi, her dem yeşil iğne yapraklı ormanların baskın olduğu geniş bir zondur. Burası tayga olup, Boreal orman da denir (Şek. 40.25). Tundradaki gibi, göller, göletler ve bataklıklar serpilmiştir. Taygada yine tundra gibi, kışları çok soğuktur, ancak ağır kar örtüsü, toprağın çok derin olarak donmasını önler. Toprak altı buzların çözüldüğü ve bitki örtüsünün bol olarak geliştiği, uzun yazlara sahiptir.

Taygada yaşayan canlı türlerinin sayısı, tundradan daha fazla olsa da, güneydeki biyomlardan önemli ölçüde azdır. İğne yapraklılar (ladin, köknar ve lariks) taygadaki büyük bitkilerin en tanınmışları olup huş ağacı gibi yaprak döken bazı ağaçlarda yaygındır. Geyik (çok iri ve yassı boynuzlu bir tür), boz ayı, kurt, vaşak, sansar, zerdeva, oklukirpi ve daha birçok küçük kemirgen, tayga kommünitesinin önemli memelileridir. Uçan böcekler ve kuşlar yazın boldur.

Yaprak döken omanlar Tayganın güneyindeki biyomlar, tundra ve tayga gibi dünyayı çevreleyen belirgin kuşaklar oluşturmazlar. Bu enlemlerde yağış miktarında daha fazla çeşitlilik vardır ve bunun sonucunda, baskın kommünite tiplerinde daha fazla yatay varyasyonlar bulunur.

Amerika Birleşik Devletlerinin doğu bölgeleri, orta Avrupa'nın çoğu, doğu Asya'nın bir bölümündeki gibi, yağmurun bol ve yazların nisbeten uzun ve ılık olduğu ılıman kuşağın bu kısımlarında ana kommünitelerde, genellikle geniş yapraklı ağaçlar hakimdir. Yaprak-

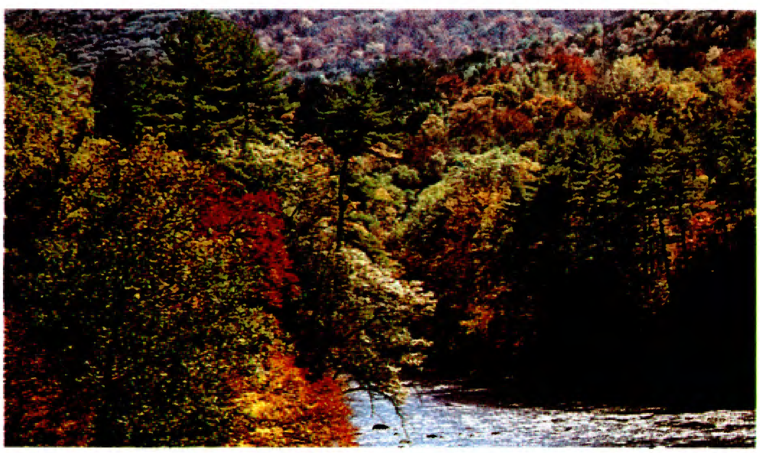




40.25 Tayga
Solda : Norveç'de görülen bu konifer (iğne yapraklı) ormanları, Kuzey Amerika, Avrupa ve Asya'nın kuzey kısımlarında geniş alanları kaplarlar.
Yukarıda : Tayga'nın önemli memelilerinden kurtlar.

ların sonbaharda renk değiştirdiği ve döküldüğü böyle alanlar, yaprak döken orman biyomlarını oluşturur (Şek. 40.26). Bunlar karakteristik olarak kuzeydeki taygadan çok daha fazla bitki türü içerir ve hem bitki hem de hayvanlarda daha fazla dikey tabakalaşma gösterir. Bu biyomun en yaygın memelileri arasında sincaplar, geyikler, tilkiler ve ayılar bulunur.

Tropikal yağmur ormanları Bol yağışlı tropikal alanlar genelde yeryüzündeki en kompleks kommmüniteleri içeren yağmur ormanları ile kaplıdır. Tür çeşitliliği çok fazladır; ılıman bir orman iki veya üç,



40.26 Erken sonbaharda, Connecticut, Housatonic nehri boyunca uzanan ılıman kuşakta yaprak döken ormanlar

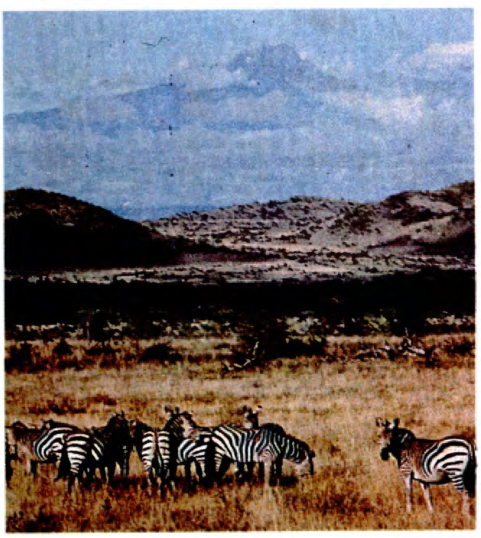




40.27 Tropikal yağmur ormanı
Solda: Avustralya, Queensland'de bir orman
Sağda: Costa Rica'da, ağaç dalları üzerinde gelişen, tropiklerin özgün bitkisi epifitik **bromeliad**'ler.

nadiren 10 ağaç türünden oluşurken tropikal yağmur ormanı 400 veya daha fazla tür içerebilir. Hektarlarca bir alan içinde, herhangi bir türden, iki ağacı bulabilmek gerçekten zor olabilir. Costa Rica'da 13 km^2 lik bir yağmur ormanında, biyologlar şimdiye kadar, 450 ağaç türü, 1000 bitki türü, 400 kuş türü, 58 yarasa, 130 amfibi ve sürüngen türü kaydetmişlerdir. Bir zamanlar çok geniş olan yağmur ormanlarında kaybın hızlanması, binlerce türün yok olmasına neden olmaktadır.

Yağmur ormanlarında dominant ağaçlar genelde çok uzun olup, güneş ışığının çoğunu keserek, orman tabanını gün ortasında bile loş bırakan yoğun bir gölgelik oluştururlar (Şek. 40.27). Aynı şekilde taç kısmı direk yağmur düşüşünü kırar; ancak, buralardan orman tabanına yağmurun yağmadığı zaman bile, su damlar. Aynı zamanda, alt düzeyleri rüzgardan koruyarak, evaporasyon oranını büyük ölçüde azaltır. Bu nedenle ormanın alt tabakaları çok nemlidir. Orman tabanında sıcaklıklar hemen hemen sabittir. Böyle bir ormanda farklı düzeylerde mikroklima koşullarındaki belirgin farklılıklar ilginç bir dikey tabakalaşma oluşturur. Birçok hayvan türü ve epifitik (büyük ağaçların üstünde büyüyen bitkiler) bitkiler sadece taç bölgesinde, diğerleri sadece orta bölgede ve bir kısmı da sadece orman tabanında bulunur. Herhangi bir kommünite özellikle orman kommünitesinde, biraz dikey tabakalaşma bulunsa bile, tropikal yağmur ormanlarındaki kadar gelişmiş değildir.



40.28 Kenya'da, biyomun tipik hayvanları, zebraların bulunduğu otlaklar

Otlaklar Dünyanın hem ılıman hem de tropikal bölgelerindeki çok geniş alanlar otlak biyomlarıyla kaplanmıştır (Şek. 40.28). Bu alanlar, tipik olarak, yıllık toplam yağış miktarının nisbeten düşük olduğu (25-30 cm) veya yağışın mevsimsel durumunun, ormanlar için elverişsiz ancak otların bolca gelişimi için uygun olduğu alanlardır. Ilıman bölgelerin otlakları karakteristik olarak, yıllık sıcak-soğuk dönemlerine girerken, tropiklerdeki otlaklar bir nemli-kurak döngüye



A

girerler. Şekil 40.23'de, görüldüğü gibi farklı yağış özellikleri, rüzgar, çalı yangınları ve diğer lokal koşullar böyle habitatlarda bodur ağaçlı ormanların gelişmesine yol açabilir.

Yerleşmiş olan belirli türler çok farklı olsa da, ılıman ve tropik otlaklar, görünüm olarak birbirine çok benzer. Her ikisi de, genellikle Amerika Birleşik Devletlerin'de bizon ve antilop veya Afrika'da antilop ve ceylan gibi toynaklıları kapsayan, çok sayıda büyük otçul hayvan içerir. Birleşik Devletlerin batısında çayır köpekleri gibi kemirgenler veya kemirgen benzeri hayvanlar da yaygındır.

Çöller Yıllık yağışın genelde 25 cm'den az olduğu, baskın bitki örtüsü olarak, otların bile yetişemediği yerlerde, çöl biyomları ortaya çıkar. Çöller, en aşırı sıcaklık dalgalanmalarına maruz kalan biyom tipidir. Günboyu yoğun güneş ışığına maruz kalırlar ve hem hava sıcaklığı hem de toprak sıcaklığı yükselebilir (hava sıcaklığı 40°C veya üstü, yüzey sıcaklığı 70°C veya üstü); fakat bol bitki örtüsünün hafifletici etkisi olmadığından, ısı süratle düşer ve gece güneş batımından kısa bir süre sonra, yakıcı sıcaklık genellikle şaşırtıcı bir soğuğa neden olur.

Sahara'nın bazı bölümlerinde olduğu gibi, bazı çöller, nerdeyse tamamen çıplaktır; ancak daha yaygın olarak, kuraklığa dirençli çalılar (sagebrush denilen ABD'ye özgü bir çeşit kokulu çalı, kreozot, mesquit denilen Kuzey Amerika'ya mahsus baklagillerden bir çeşit ağaç veya çalı gibi) ve kaktüs gibi dokularında fazla su depolayabilen sukkulent bitkiler bulunur (Şek. 40.29). Ayrıca, tohumları sadece sert bir yağmur olduğunda açılacak olan, tohumlu, hızlı gelişen, çok küçük tek yıllık bitkiler bulunur. Bir kez filizlendiklerinde, genç bitkilerin hepsi birkaç gün içinde, sürgün verir, çiçeklenir, tohumları bırakır ve ölür.

Çöl hayvanlarının çoğu, sıcaklığın çok şiddetli olmadığı sabahın erken saatlerinde ve akşam üzerine doğru kısa peryodlarda aktiftirler. Gün boyunca, serin yeraltı tünellerinde veya oyuklarda, bitki

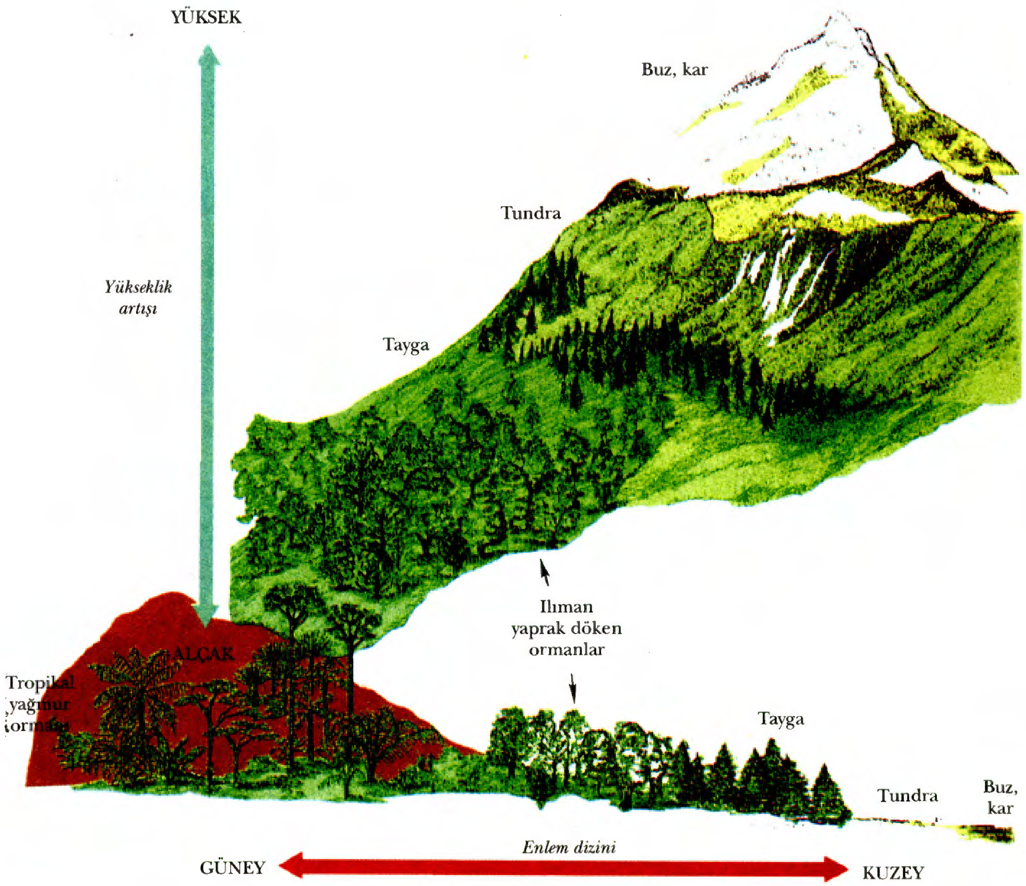


B



C

40.29 Çöller
(A) Kaliforniya'da ölüm vadisi: Vejetasyon aşırı derecede dağınıktır. (B) Arizona, Picacho parkta yetişen kaktüs ve diğer kurağa-dayanıklı dikenli bitkiler. (C) Batı Avustralya çöl kurbağaları, derilerinden suyu geçirmeyen bir tabaka oluşturmak üzere kuruyan bir sıvı salgılarlar. Böylece sertleşmiş çamura gömülerek, uzun süren kuraklık dönemlerini atlatabilirler.



40.30 Kuzey Amerika'da, enlemlere ve yüksekliğe bağlı yaşam zonları arasındaki benzerlik

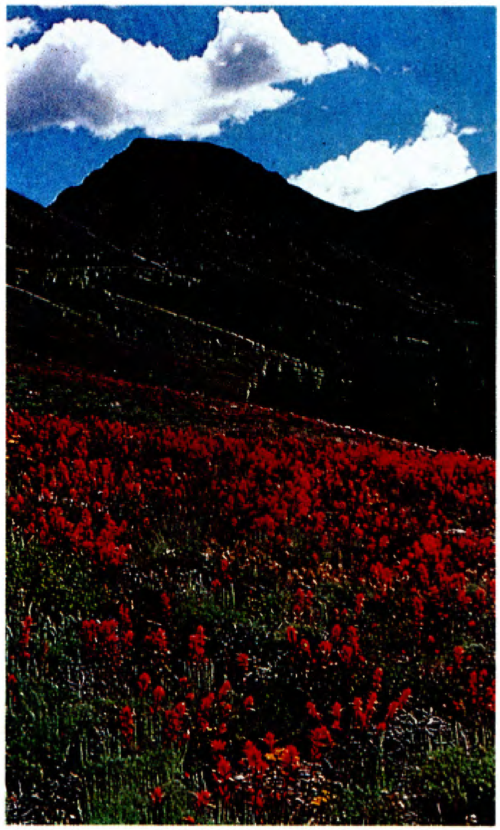
oyuklarında veya bazı örümcek ve böceklerde olduğu gibi bitkilerin gölgelerinde kalırlar. Çöllerde sık görülen hayvanlar kemirgen benzeri kanguru sıçanları, yılanlar, kertenkeleler, birkaç kuş, örümcekler ve böceklerdir. Çoğu, yaşadıkları ortamlarında, yaşam için ilginç fizyolojik ve davranış adaptasyonları gösterirler (Şekil 40.29 C).

Yükseklik biyomları Kuzey yarımkürede, kuzeyden güneye doğru gittikçe, büyük ölçüde sıcaklık değişmesine bağlı olarak ortaya çıkan bir seri farklı biyom olduğunu gördük. Yüksek enlemlerdeki gibi, yüksek irtifalar, alçak seviyelere göre daha serin olma eğilimindedir. Eğer birbirine karşılık gelen enlemlerde ve yükseltilerde yağış ve nemlilik eşit ise, yükseklik arttıkça görülen bitki örtüsü değişimleri, yüksek enlemlere gidildikçe gözlenen değişimlerle benzerlik gösterir (Şek. 40.30). Bunun sonucu, Amerika Birleşik Devletlerinde, tayganın kolları veya izole olmuş küçük grupları, doğuda Apalaş Dağlarının, batıda Rockies ve Coast Ranges dağlarının tepelerine kadar yayılmaktadır (Şekil 40.31). En yüksek zirvelerde, tundra benzeri noktalar bile vardır. Kabaca, yükseltideki 100 m. artış, enlemde 50 km. artışa denktir.

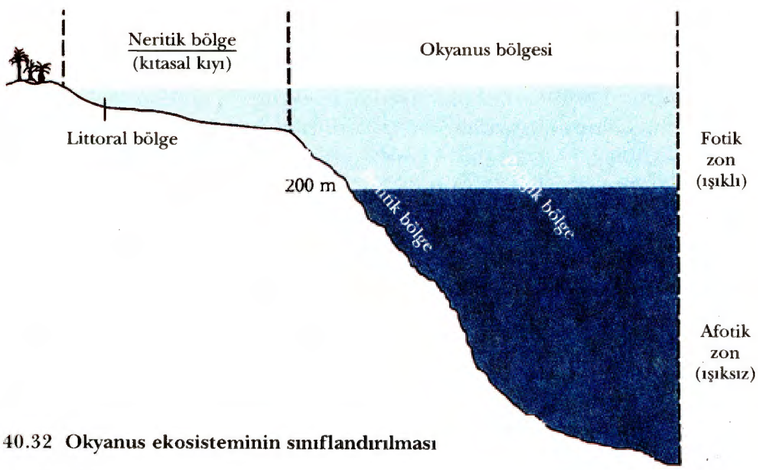
Sucul ekosistemler Şimdiye kadar, karasal ekosistemler üzerinde yoğunlaşmış bulunuyoruz; ancak dünyanın biyotik kommünitelerinin çoğunun, çeşitli fiziksel koşullara sahip, çok çeşitli tipleri olan sucul ortamlarda bulunduğunu unutmamalıyız. Böylece, göllerdeki kommüniteler, akarsular ve nehirlerin kommünitelerinden farklıdır; hatta, kayalar ve ani düşüşlerle hızla akan veya düz bir yüzey üzerinde yavaş ve sakin akan sularda, suyun hızına bağlı olarak, bir akarsudan diğerine değişiklik gösterir.

En büyük su toplulukları olan okyanusları düşünelim. Bunlarda bulunan ekosistemleri sınıflandırmanın birkaç yolu vardır (Şek. 40.32). Örneğin, tüm dip organizmaları ile birlikte okyanus tabanını kapsayan bir ***bentik bölüm*** ve zeminin üstündeki tüm suyu ve içindeki tüm organizmaları –hem serbest yüzenler (nekton) hem de suda sürüklenenler ve su akıntılarıyla pasif olarak taşınanlar– kapsayan bir ***pelajik bölüm*** şeklinde ayrım yapılabilir. Eğer kriter, sudaki ışık dağılımı ise, üstteki ışıklı zon ***fotik zon,*** derin ışıksız zon ***afotik zonu*** (genelde, 200 m. altı) ayırdetmek mümkündür. Kıta sahanlığının üzerindeki ***neritik bölge*** ile ana okyanus havzasının ***okyanus bölgesi*** arasında da ayrım yapılabilir.

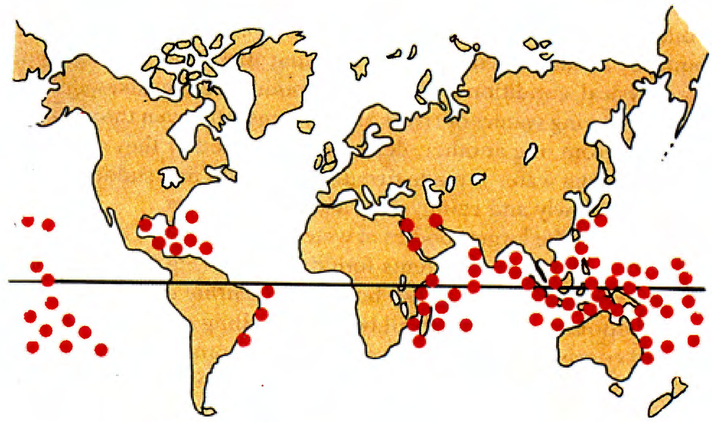
Okyanuslardaki çeşitli altbölümler, biyolojik olarak birbirine daha fazla bağlı olduklarından, karasal biyomlara analog değildir. Örneğin, volkanik yarıkların yakınlarında bulunan kemosentetik ototrofların izole kolonileri dışında, afotik zonun bentik kommüniteleri (hayvanlar, mantarlar, heterotrofik protistalar ve bakteriler dahil) heterotroflardan oluşur ve bu nedenle yaşamalarını sağlayan birincil üretim için üstlerindeki pelajik bölgenin fotik kısmının fotosentetik organizmalarına bağımlı olmaları gerekmektedir; bunlar besinlerini üstlerindeki suda bulunan ölü organizmalardan alırlar. Öyleyse, enerji ve madde akışı düşünüldüğünde, karanlık afotik zondaki



40.31 Kaliforniya, Sierra Nevada'da, çiçeklenme döneminde alpin çayırlık
Aşağıdaki korunmuş alanlarda ağaçlar görülebilir. Çayırların çoğu orman sınırı üzerindedir. Dağlık bölgelerde, ağaçların üst sınırlarını (genellikle 3000-3500 m) sıcaklık ve kış rüzgarları belirler. Uzaklarda daha çıplak alanlar görülebilir.



40.32 Okyanus ekosisteminin sınıflandırılması

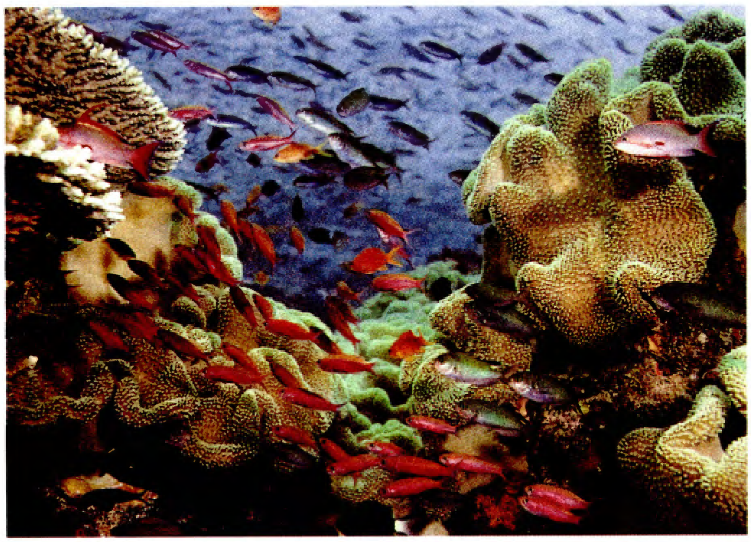


40.33 Günümüz mercan resiflerinin dağılımı. Ekvatoryal enlemlerde en fazla olan güneş ışınlarının yoğunluğu, okyanuslardaki mercan kayalıklarının dağılımını kontrol eden en önemli faktördür. Diğer kommüniteler için uygun besinsel elementlerin zengin olduğu sularda, mercan kayalıkları nadir görülür.

kommüniteler, fotik zondan ayrı olarak değerlendirilemez, daha geniş olarak, bentik bölge, pelajik bölgeden ayrı olarak düşünülemez.

En kompleks okyanus kommüniteleri, ***littoral zon*** olarak adlandırılan, neritik alanın sığ sularında bulunur. Bu alan, kıyıdan, suyun dalga ve akıntı hareketleriyle daha fazla karışmayacağı kadar derinlikte olan noktaya dek uzanır (Şek. 40.32). Burada hem serbest yüzen hem zemine tutunan alglerin yüksek birincil üretimleri, otçullar arasında niş çeşitliliğini artırır. Littoral zon, okyanusların diğer herhangi bir bölümüne göre sıcaklık, dalgalanma, tuzluluk ve ışık varyasyonlarına daha fazla maruz kaldığından, littoral kommüniteler çok fazla çeşitlilik gösterir.

Mercan resifi Ekvatoryal enlemlere düşen yoğun güneş radyasyonu, okyanuslara da karasal ekosistemlerdeki gibi ulaştığından, tropikal zonun littoral ve ilişkili bentik bölgelerinin, son birkaç milyon yıldır, yeryüzünün en kararlı ve çeşitli kommüniteleri için ortamlar sağlamış olması sürpriz değildir (Şek. 40.33). Gerçekten de bu kommünitelerin dayanağı, taş mercanların çeşitliliğidir; taş mercanlar, zooplanktonlar üzerinden, organik atıklarla ve aktif taşımayla alınan çözünmüş organik besinlerle beslenen ve zooxanthellae denilen simbiyotik fotosentetik alglerce üretilen şekerler ve aminoasitlerden yararlanan, koloni oluşturan canlılardır (cnidarian) (Şek. 40.34). Taş mercanlar (diğer takımların sert mercanları ve çeşitli alg türlerinin yanında) bir resifin ana yapısını oluşturan kalkerli iskeleti oluştururlar ve destekledikleri organizmalar için çok sayıda mikrohabitat sağlarlar. Sık sık kıyaslandıkları yağmur ormanları gibi, mercan resifleri de bugün neredeyse tüm hayvan ve bitki şubelerinin üyelerini barındırmaktadır. Fakat yağmur ormanlarındaki gibi hem yerel insan aktiviteleri hem de biyosfere yapılan insan müdahaleleri ile tehdit edilmektedirler; eğer, bazı uzmanların öngördüğü gibi, fosil yakıtların kullanımı, dünya yüzeyinde genel bir ısınmaya ve kutup buzlarının erimelerine yol açarsa, su sıcaklığında ve su düzeyinde oluşacak değişmeler, bu duyarlı ekosistemlere geri dönüşümsüz zararlar verebilir.



A



B



C

5 μm

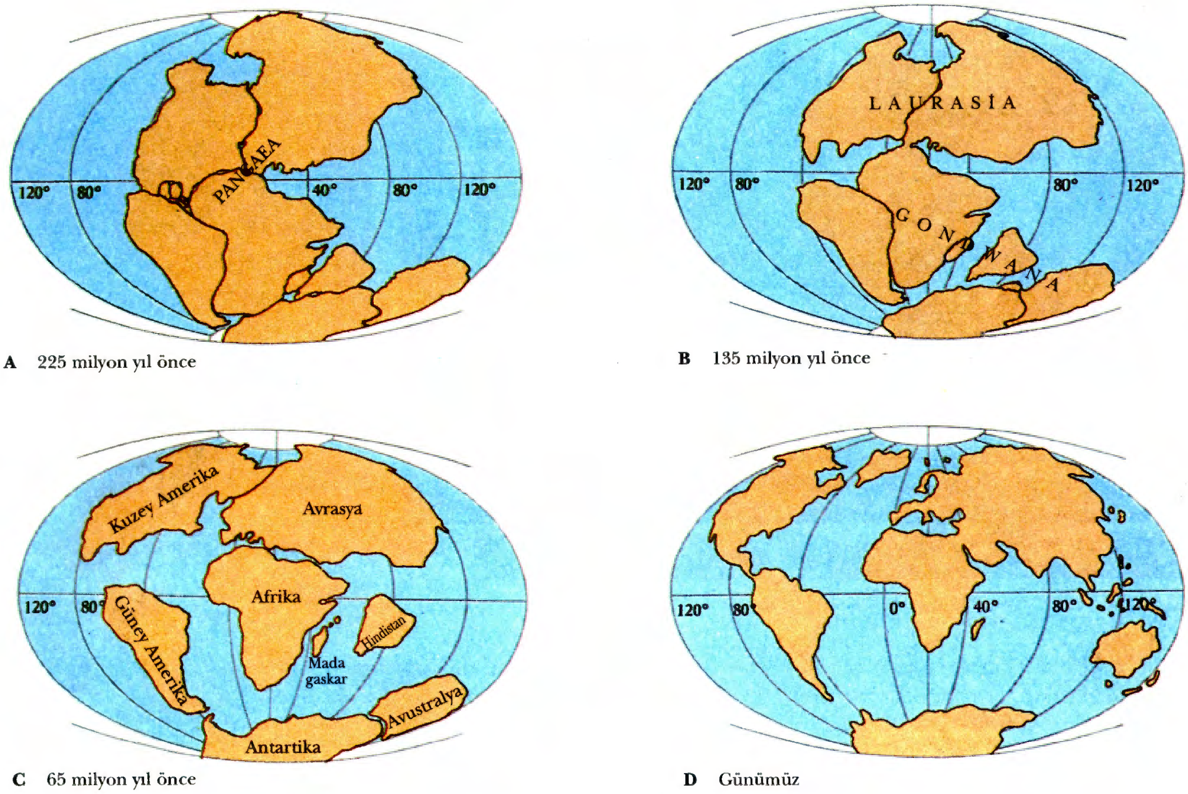
40.34 Mercanlar
Deniz canlılarına farklı habitatlar sağlayan, tropikal sularda bol bulunan sert mercanlar. Fiji çevresindeki mercanlardan, derimsi ve porlu mercanlar (A). Yakın çekimde görüldüğü gibi, tüm mercanlar, poliplerin koloni birlikleridir (B). Mercan iskeletinin oluşumu, bir hücreli endosimbiyotik algler veya zooxanthellae'ların fotosentetik işlevleri ile artar. Fotoğrafta, taş mercan dokusunda iki örneğin elektromikroskobik görünümü.

BİYOCOĞRAFİK BÖLGELERİN EVRİMİ

Çeşitli biyomlardaki iklim, canlıların dağılımında, önemli bir etmendir. Diğer önemli unsur tarihtir: biyomlar statik değildir. Dünyanın kendisi ve üzerindeki canlılar sürekli değişmekte olup, bugünkü dağılım, geniş çapta, günümüzdeki koşullardan oldukça farklı olan geçmişteki koşulların sonucudur; örneğin; tek başına bugünün koşulları, belirli hayvanların niçin başka bir yerde değilde Güney Amerika'da, Afrika'da ve Güney Asya'da bulunduğunu açıklamada yetersiz kalacaktır. Yalnızca fosil kayıtları ve geçmişe ait diğer jeolojik kanıtlara bakarak, ekologlar, günümüzün yaşam coğrafyasına ait bir görüş oluşturabilirler.

Kıta kayması Kısa bir süre önce, hem jeolog hem de ekologlar, dünyanın büyük kara kütlelerinin dağılımının, canlılık tarihi boyunca az veya çok aynı olduğunu varsaymışlardır. Gerçekte, Mezozoyik dönemi başında (Bk. Tablo 19.1, sy. 546) yani 225 milyon yıl önce, ***Pangaea*** denilen tek bir süperkıta var idi (Şek. 40, 35A).

Pangaea, Mezozoyik içinde, yavaşça sürüklenerek günümüz kıtalarına, Madagaskar ve Grönland gibi büyük adalara ayrıldı. İlk büyük kırılma, ***Laurasia*** (sonradan Kuzey Amerika, Grönland ve Hindistan hariç Avrasya kara kütlelerinden oluşan) denilen kuzey superkıtayı, ***Gondwana*** (gelecekteki Güney Amerika, Afrika, Madagaskar, Hindistan, Antartika ve Avustralya'dan oluşan) denilen güneydeki super kıtadan ayıran doğu-batı kırılması idi. Daha sonra, Hindistan'ın kuzeye sürüklenmesi, Afrika-Güney Amerika kütlesinin Antartika-Avustralya kütlesinden ayrılması ile, Gondwana parçalanmaya başladı.



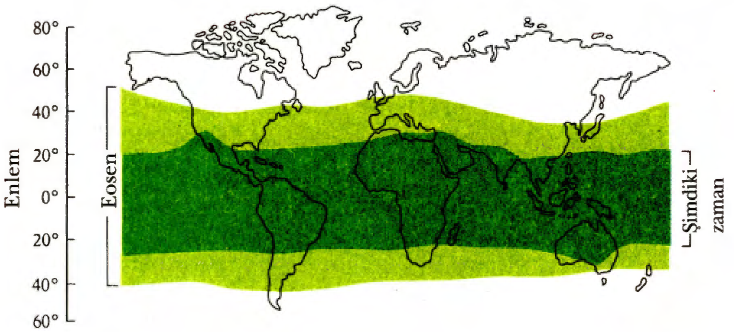
40.35 Kıtasal sürüklenme ile günümüzdeki kıtasal dağılımın kökeni
(A) Yaklaşık 225 milyon yıl önce, erken Mezozoyik'te tüm karalar, Pangaea adı verilen tek bir süperkıta şeklinde idi. (B) Kretase başlangıcında, yaklaşık 135 milyon yıl önce, Pangaea kuzeyde Laurasia, güneyde Gondwana olarak iki superkıtaya ayrıldı, daha sonra Gondwana da ayrılmaya başladı. (C) Gondwana'nın ayrılması, 65 milyon yıl önce tamamlandı; gelecekteki Güney Amerika, Afrika, Madagaskar, Hindistan, Antartika ve Avustralya ayrılmaya başladı. (D) Günümüz kıtalarının düzeni.

Kretase döneminin başlamasıyla, kabaca 135 milyon yıl önce, kıtaların dağılımı büyük bir olasılıkla şek. 40.35B'de gösterildiği gibi idi.

Bundan yaklaşık 65 milyon yıl önce, Güney Amerika, Afrika'dan ayrılmış olup, batıya doğru kayıyordu; Hindistan daha kuzeye hareket etmiş; ancak Asya'nın geri kalan kısmı ile henüz çarpışmamıştı, Avustralya, Antartika'dan ayrılmış ve kuzeydoğuya doğru kaymaya başlamıştı (Şek. 40, 35C). Bununla birlikte Laurasia superkıtasının bütünlüğü henüz bozulmamıştı. Kuzey Amerika ve Avrasya arasındaki ayrılma, bugün yavaşça ortaya çıktığını bildiğimiz kıtaların dağılımında, son olaylardan biri idi (Şek. 40, 35D).

Kıtaların milyonlarca yıl süren hareketi boyunca, kutuplara ve ekvatora olan uzaklıkları değiştiğinden, iklimlerinde önemli değişmeler oldu. Örneğin, Hindistan, Antartika yakınındaki bir pozisyondan Kuzey Yarımküre'nin tropiklerindeki bugünkü yerine doğru, ekvator boyunca tüm yolu katetti. Avustralya da durmaksızın kuzeye doğru hareket etti. İklimsel değişiklikler, seçilim baskısını değiştirdiğinden, bu bölgelerdeki evrimsel güçler organizmaları yavaş yavaş fakat çarpıcı bir şekilde değiştirmiş olmalıdır.

Kıta kaymaları dışındaki nedenlerin oluşturduğu iklimsel değişikler de meydana gelmiştir. Örneğin; Antartika büyük bir olasılıkla hemen her zaman Güney Kutbunun yanında ise de, günümüzdeki gibi sürekli, soğuk buzla kaplı bir alan değildi; kıtada amfibi ve sürüngen



40.36 Eosen'de (yaklaşık 50 milyon yıl önce) ve günümüzdeki tropikal ve subtropikal ormanların dağılımı.
Eosen boyunca, ılıman koşullar kuzeyde ve güneyde daha fazla yayılmaktaydı. Bugün ısınma ve soğuma dönemlerinin olası nedenleri heyecanla tartışılmaktadır.

fosilleri bulunmuştur. Antartika'nın en azından Mezozoyik'in bir bölümünde, ılık olması gerekir, tropikal ve subtropikal iklimlerin dünya üzerinde, bugünkünden çok daha fazla yayılmış olduğu 50 milyon yıl önce de Antartika büyük bir olasılıkla yine ılımandı (Şek. 40.36). Bunun tersine, (yalnız birkaç bin yıl önce) yoğun buzul dönemlerinde dünya çok daha soğuktu (Şek. 40. 37). Bu şekilde, karasal kütlelerin geçmişteki konfigurasyonları ve iklimleri, yeryüzündeki organizmaların dağılımını açıklamada önemlidir.



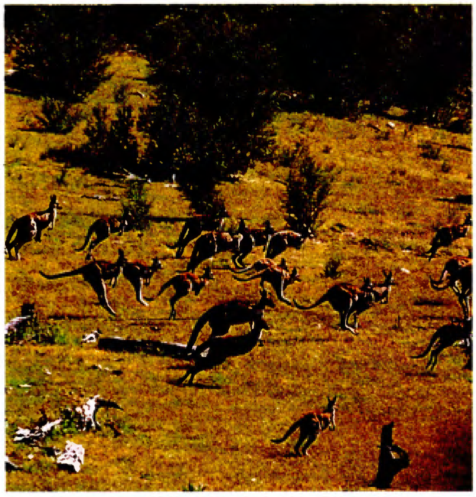
40.37 En son Pleistosen buzul çağında (20.000-15.000 yıl önce) buzulların dağılımı
Buzullarda bağlanan çok büyük miktarlarda su (mavi alan), yeni bir sınır çizgisi (gri çizgi) yaratarak, deniz düzeyini çarpıcı şekilde alçaltmıştır.

Ada kıtaları ***Avustralya bölgesi*** (Avustralya, Yeni Zelanda ve bitişik adalar)'nin biyotası (flora ve faunası), tüm farklılıkları ile dünyanın büyük kara kütleleri arasında en olağandışı olanıdır. Avustralya'da yaygın olan bir çok grup, başka hiçbir yerde bulunmaz. Aksine dünyanın diğer yerlerinde yaygın olan pek çok taksonda, Avustralya'da yoktur. Gördüğümüz gibi, 135 milyondan daha fazla yıl önce, Gondwana ayrılmaya başladığından beri, Avustralya'nın Avrasya ve Afrika ile kara bağlantısı olmamıştır. Bugün Avustralya bölgesinde yaşayan eski organizma gruplarından bazılarının ataları büyük bir olasılıkla Pangaea parçalanmadan önce oradaydı; ancak daha sonraki grupların ataları oraya ulaşmak için su engelini aşmak zorunda idiler.

Bununla birlikte su engeli adalarla (Endonezya) dolu olduğundan organizmalar bir adadan diğerine milyonlarca yıllık peryodlarda geçebilmiştir. Bunun ötesinde, Endonezya'nın batı adalarının çoğu, su düzeyinin çok düşük olduğu son buzul dönemlerinde, tahminen Asya kara kütlesinin uzantısı ile bağlantılı idi; dolayısıyla, Asya, Avustralya arasındaki uzaklık hep bugünkü kadar büyük olmamıştı.

Avustralya'nın ilginç biyotasının, belki de en iyi bilinen özelliği, diğer kıtalardan tamamen farklı olan memeli faunasıdır. Avrupalı kaşifler gelmeden önce Avustralya bölgesinde, büyük bir olasılıkla tarih öncesi çağlarda insanlar tarafından adaya sokulmuş olan tek plasentalı memeli, yabani köpek (dingo) dışında, tek bir familyaya bağlı çok sayıda kemirgen türü ve yarasa türleri vardı. Yarasalar su engelini uçarak aşabildiklerinden, okyanus adalarının çoğuna ulaşması beklenebilirdi. Avustralya'nın kemirgenleri, Asya'dan kalkıp Endonezya adaları boyunca Avustralya'ya nisbeten yeni ulaşan hayvanlardır. Di-

ğer kıtalarda plasentalı memelelilerde doldurulacak olan ekolojik nişlerin çoğu, Avustralya'da keseli hayvanlar[5] tarafından doldurulmuştur.



40.38 Kangurular
Görünümleri ve davranışları benzemese de kangurular, diğer kıtalardaki toynaklı, otçul hayvanların ekolojik benzerleridir.

Açıkça, Avustralya'ya erken ulaşmış ve plasentalı memelilerle rekabet etmemiş keseliler, geniş bir evrimsel yayılıma uğramışlardır. Bunlar dünyanın geri kalan kısımlarında plasentalıların doldurduğu nişlere benzerlik gösteren nişleri doldurdukları ve bu nedenle benzer seçilim baskısına maruz kaldıkları için, bunlara konverjent benzerlikler geliştirmişlerdir. Keselilerin bazıları plasentalı kır farelerine benzer iken, diğerleri plasentalı sıçrayan farelere, sansarlara, kurtlara, köstebeklere, karıncayiyenlere, sıçanlara, uçan sincaplara, dağ sıçanlarına, ayılara benzer (Bk. Şek. 18. 26 sy: 520). Avustralyadaki bir hayvanat bahçesine ilk kez gelen ve dünyada aşina olduğu memelilerin yakın akrabalarını görmemiş ziyaretçi için, ilk bakışta hayvanların benzerliğine inanması güçtür. Bununla birlikte, bütün keseliler, ekolojik olarak aynı oldukları plasentalılara benzemezler. Bunların bazıları, geyik ve diğer büyük plasentalı otçullarla çok benzer bir ekolojik rol oynamalarına rağmen, kangurular belirgin olarak farklıdır (Şek. 40.38). Avustralya keselileri büyüleyici bir biyolojik gelişmedir; ancak insanlar tarafından sonradan sokulmuş plasentalı memelilerle başarı ile rekabet edebilecek gibi görünmediklerinden, bunların çoğu büyük bir olasılıkla yok olmaya mahkum görülmektedir.

Biyologlarca ***Neotropikal bölge*** olarak bilinen ve diğer ada kıtası olan Güney Amerika'nın Avustralya'ya benzer bir tarihi vardır. O da, geçmişinin çoğunda, dünyanın diğer ana kara kütleleriyle bağlantılı olmamıştır. Ve yine, o da fosil kayıtlarına göre, çok çeşitli keselilerin dahil olduğu ilkin bir memeli faunasına sahipti. Keselilerin hem Avustralya, hem de Güney Amerika'da bulunması, bu organizmaların, iklimin şimdikinden daha sıcak olduğu ve kara kütleleri arasında yalnız küçük su alanları bulunduğu bir zamanda Avustralya, Antartika ve Güney Amerika'yı kapsayan bölgenin heryerinde mevcut olduğu anlamına gelir (Şek. 40. 35C).

Daha sonra, çeşitli memeli grupları yaklaşık 60 milyon yıl önce kısa bir dönemde Orta Amerika kara köprüsüyle Kuzey Amerika'dan, Güney Amerika'ya ulaştı. Bu kara köprüsü ortadan kalktıktan sonra, Güney Amerika keselileri ve plasentalıları, izole bir şekilde, Afrika'daki plasentalılar tarafından geliştirilmiş karekterlere konverjent olan pekçok özellik geliştirmişlerdir (Şek. 40.39). Güney Amerika ve Orta Amerika arasındaki su engellerinin çok geniş olmadığı bu izolasyon dönemi, 60 milyon yıl sürmüştür. Böyle zamanlarda, birkaç ilave plasentalı memeli, Güney Amerika'ya geçme şansını elde etti; günümüzdeki Yeni Dünya maymunlarının ataları ve çok sayıda kemirgen bunlar arasındadır.

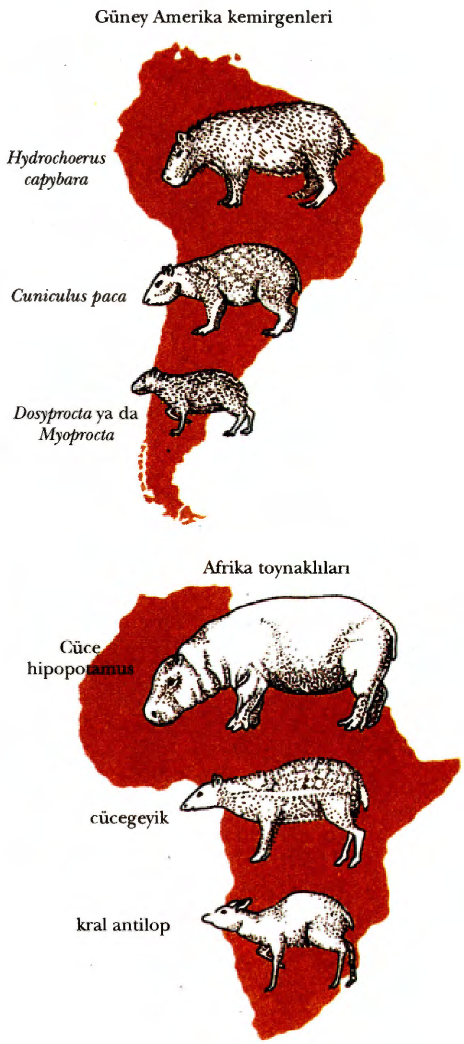
Bundan 5 milyar yıl önce, Güney Amerika'da 23 memeli familyası bulunmasına karşın, hiç biri, farklı memeli gruplarının yaşadığı Kuzey Amerika'da temsil edilmiyordu. Fakat daha sonra, Kuzey Amerika'ya (Panama) yeniden bir kara bağlantısı kuruldu ve bazı türler Kuzey Amerika'dan Güney Amerika'ya geçtiler. Bazı türler de zıt yönde hareket ederek, Güney Amerika'dan Kuzey Amerika'ya geçti;

[5] Genç plasentalı memeliler tüm embriyonik gelişmelerini analarının uterusunda geçirirken, keseli memeliler yalnız kısa bir süre uterusta gelişir, doğumdan sonra, ananın karın bölgesindeki keseye geçerek memelerin bulunduğu bu kesede gelişimini tamamlar.

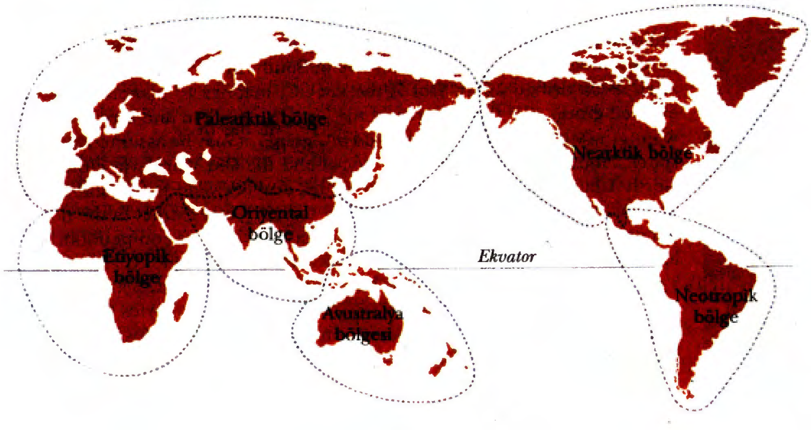
opossum, oklu kirpi, armodillo bunun örnekleridir. Fakat hareket daha çok güneye doğru idi; çünkü açıkça kuzeyden kökenlenmiş gruplar tamamiyle üstündüler ve çoğu yok olmaya maruz kalmış, daha eski Güney Amerika faunası ile yer değiştirebilirdi.

Orta Amerika, hiçbir zaman dar bir köprüden daha fazla birşey olamamıştır. İklimi ve engebeli arazisi pek çok güney türü için çok elverişsiz olduğundan, bazı organizma grupları Kuzey ve Güney Amerika kıtaları arasında hiç bir zaman hareket edememişlerdir. Bu Orta Amerika kara köprüsü, bazı türlerin geçebildiği, diğerlerinin geçemediği bir süzgeç konumunda olmuştur. Bu nedenle, Avustralya gibi, Güney Amerika'da tarihinin büyük bir kısmında ada kıta olmuş; ancak Kuzey Amerika (Meksika)'ya yakınlığı ve Orta Amerika yoluyla Kuzey Amerika'ya olan doğrudan bağlantısı, ona zengin bir biyota sağlamıştır.

Dünya Kıtası Avrupa, Asya, Afrika ve Kuzey Amerika, jeolojik zamanların çoğunda, dünya kıtası olarak bilinen, nisbeten sürekli bir kara kütlesi oluşturmuştur. Bunun sonucu olarak, bunların biyotaları pekçok bakımdan birbirine benzeyen iki ada kıtasından daha fazla benzerlik gösterir. Bununla birlikte, biyologlar, dünya kıtasını genel olarak dört biyocoğrafik bölgeye ayırırlar. Kuzey Amerika'nın büyük bir bölümünden ***Nearktik*** (yeni kuzey), Avrupa, kuzey Afrika, Kuzey Asya'yı kapsayan ***Palearktik*** (eski Kuzey), güney Asya yani ***Oriyental*** ve Sahara'nın güneyini kapsayan **Etopya** bölgeleri (Şek. 40.40).



40.39 Güney Amerika kemirgenlerinin ve Afrika toynaklılarının konverjensi.
Yakın ilişkide olmayan ayrı memeli takımlarında olmalarına karşın, kemirgenler ve toynaklılar arasında, dikkati çeken benzerlikler görülmektedir.



40.40 Dünyanın biyocoğrafik bölgeleri

Jeolojik duruma göre Palearktik ve Etopya bölgeleri arasında bugünkü ana engel Akdeniz gibi görünmektedir. Bununla birlikte birçok tür, Akdeniz'in doğu ucundan dönerek, Avrupa ve Kuzey Afrika arasında hareket etmiştir. Tür dağılımının gerçek bariyeri Sahara'dır. Buna uygun olarak Sahara'nın kuzeyi olan Afrika, Palearktik bölgenin bir kısmıdır.

Oryantal bölge -tropik Asya-, Hindistan ve Çin arasındaki Himalayaların bir parçasını oluşturduğu doğu-batı dağ sıralarıyla pek çok yerde Asyanın Palearktik kuzeyinden ayrılır. Bu, doğu-batı iklim bölgeleri arasında önemli ayrılıklar oluşturur ve bu nedenle soğuğa ve sıcağa adapte olan türler arasında, hem topoğrafik hem de iklimsel engel olarak etki ederler. Bunun aksine, Kuzey Amerika'daki gibi, kuzey-güney dağları, soğuğa ve sıcağa uyum yapmış türlerin karışmasını kolaylaştırma eğilimindedir.

Palearktik, Oriyental ve Etopya bölgelerinin aslında sürekli bir kara kütlesi oluşturduğu açıktır; ancak, Palearktik bölgenin niçin aynı kara kütlesinin parçası olarak düşünüldüğünü merak edebilirsiniz. Yanıt, Kuzey Amerika ve Avrasya'nın, jeolojik tarihlerinin büyük bir bölümünde birbirine bağlanmış olmalarıdır (Şek. 40, 35 B,C). Atlantik oluştukça, ayrıldıktan sonra bile, Alaska ve Sibirya arasındaki Sibirya kara köprüsü bir bağlantı sağlamıştır; bu köprünün bir bölümü şimdi sular altındadır. Sibirya ve Alaska'nın ikliminin çok sert olması nedeniyle, birçok organizmanın bölgede bu köprüyü kullanmasını beklemeyebilirsiniz; ancak bugünkü koşullar yanıltıcıdır. Birçok ılıman hatta subtropikal bitki ve hayvan türlerinin fosilleri Alaska'da boldur. Gerçekten, tüm kanıtlar Asya ve Kuzey Amerika arasında Sibirya kara köprüsü yoluyla böyle geçişlerin varolduğunu göstermektedir. İnsanoğlu bu köprüyü ilk kez, 50.000 yıl kadar önce geçmiştir. Nearktik ve Palearktik bölgeler, biyolojik olarak çok benzer olduklarından birçok biyolog tarafından, Holoarktik denilen tek bir bölge olarak görülmektedir.

Büyük kara kütlelerinin ve onların değişen iklimlerinin tarihi, türlerin bugünkü yayılış özelliklerini açıklamaya yardım eder. Güney Amerika'da, Afrika'da ve Güney Asya'da yayılış gösteren bir türü düşünelim. Eğer bu tür çok eski kökenli bir hayvan grubuna dahil ise -örneğin hamam böcekleri- bu türün dağılımı, türün eski Gondwana süper kıtasında ortaya çıktığını ve bu kaymadan sonra Güney Amerika, Afrika, Hindistan'da yaşamını sürdürdüğüne işaret edebilir. Ancak türler, Gondwana karası koptuktan sonra ortaya çıkan günümüz memeli ve kuş familyalarının çoğunluğunda olduğu gibi, daha yeni ortaya çıkmış gruplara dahil ise, türün ya Kuzey Atlantik veya Sibirya kara köprüleri aracılığıyla Yeni Dünya ve Eski Dünya arasında ve Orta Amerika yoluyla Kuzey ve Güney Amerika arasında hareket ettikleri ve daha sonra iklimsel değişikler veya şiddetli rekabet nedeniyle kuzeyde ortadan kalktıkları varsayılabilir. Fosil kayıtları, böyle dağılım şeklinin kuzey kıtalarıyla, güneydeki bölgeler arasında tekrar tekrar gerçekleştiğini göstermektedir. Örneğin, bugün Güney Amerika (lama, alpakas, vikunya), Kuzey Afrika ve Orta Asya'da yaşayan deve familyası üyeleri, fosil kanıtlara göre ilk kez Kuzey Amerika'da ortaya çıkmışlar. Orta Amerika yoluyla Güney Amerika'ya, Sibirya yolu ile Eski dünya'ya yayılmışlar ve daha sonra Kuzey Amerika'da yok olmuşlardır; sonuç, bugün gördüğümüz ayrı dağılımdır.

TÜRLERİN DAĞILIMLARI

Şu ana kadar, dünyada yaşayan pekçok bitki ve hayvan türünün aynı yerde sonsuza dek yaşamadıkları açık olarak görülecektir; gerçekten iklimde oluşan şiddetli değişikliklere bakıldığında, pekçok karasal türün yeni alanlara dağılma yetenekleri yoksa kaçınılmaz olarak yok olmayla karşılaşacaklardır. Bir tür, başarılı olarak bir alana yayılmadan önce; en azından üç ana koşulu yerine getirmelidir: (1) Yeni alanda hayatını sürdürüp üreyecek ***fizyolojik potansiyele*** sahip olmalıdır. (2) Yeni alanda yerleşebilecek ***ekolojik uygunluk*** olmalıdır. (3) Yeni alana ***fiziksel girişi*** olmalıdır. Bu koşulların herbirini daha ayrıntılı olarak inceleyelim.

Yeni bir alanda yaşamı sürdürmek için gerekli fizyolojik potansiyel

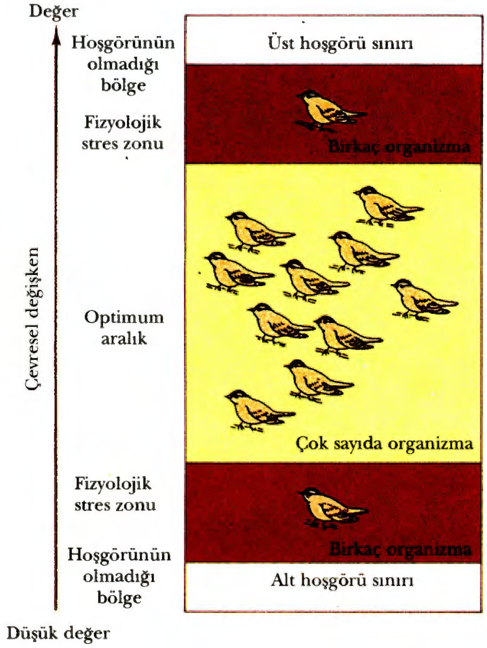
Bir türün koloni oluşturan üyelerinin girebileceği herhangi bir yeni alan, koloni oluşturan bireylerin ayrıldıkları alandan biraz farklı olacaktır. Dolayısıyla, koloni oluşturacak populasyon hemen, yeni ortam için daha iyi adaptasyonlar evrimleştirmek üzere bir seçilim baskısına maruz kalacaktır. Ancak, böyle evrimsel gelişmeler alana yerleştikten sonra olacağından, koloninin oluşması, koloniyi oluşturan bireylerin en azından minimal ölçüde yeni çevre koşullarında yaşamak için ön uyum özelliklerine sahip olmaları ile mümkün olacaktır. Ön uyum sağlamış olmak, elbette yabancı bölgeye geçmek için herhangi bir önlem veya ön hazırlığı belirtmemektedir; basitçe önceki habitatta gelişmiş özelliklerinin en azından minimum ölçüde yeni habitata uyması anlamına gelir. Örneğin, koloni oluşturan bireylerin yeni alandaki bazı besin kaynaklarını kullanabilmeleri ve iklimin sertliklerine karşı koyabilmeleri gerekir.

İklimin, organizmaların dağılımını nasıl sınırladığını görelim. Önceden sıcaklık, nem, yağış ve diğer meteorolojik faktörlerdeki geniş bölgesel farklılıklara değinmiştik; geniş bir zaman dilimindeki, böyle faktörlerin ortalama değerleri, bu bölgenin iklimini oluşturur.

Çöl iklimi kurak olsa da, herhangi bir zamanda yağmur yağabilir. Böylece, yukarıda tanımlanan iklim ile meteorolojik faktörlerin kısa bir zaman peryodundaki durumu olan hava durumu, farklı kavramlardır. Hava durumunun canlı organizmalar üzerinde, kesin ve günbe gün etkisi vardır; ılık bir dönemden sonra gelen geç don, bir bitki fidesinin potansiyel verimliliğini bozabilir; birçok hayvanın üreme başarısı alışılmadık kurak veya nemli yıllarda çok farklı olabilecektir. Diğer bir deyişle, bir alanın iklimi türlerin yayılımının belirlenmesinde önemli, hava durumu ise herhangi bir anda organizma için önemlidir.

Gerçekte, hava ekstremleri –yılın en yüksek ve en düşük sıcaklıkları veya yağmursuz geçen en uzun peryodu– genellikle, organizmanın yayılımını sınırlamada, çok önemlidir. 0°C'nin altındaki sıcaklıklara hoşgörü göstermeyen bir bitki, ılıman iklimli (ortalama yıllık sıcaklık 25°C) bir bölgede, sıcaklık yılın bir günü bile 0°C'nin altına düştüğü takdirde yaşamını sürdüremeyecektir. Bölgedeki diğer bütün koşullar bitki için optimal olabilir; ancak tolere edemeyeceği bir koşul, onun orada yetişmesini önler.

Organizmayı etkileyen ve yayılımını sınırlayan çevresel koşullar onun üzerinde doğrudan etkili olduğundan, ekologlar, çalışılan organizmanın katlanmak durumunda olduğu fiziksel faktörleri, tam anlayabilmek için, mikro-çevre koşullarını –mikrohabitat– analiz et-



40.41 Hoşgörü kuralının diyagramla gösterilmesi
Türler, çevresel değişkenin kendileri için optimum sınırlar içinde olduğu alanlarda en bol bulunurlar. Değişkenin çok yüksek veya düşük olmasından dolayı fizyolojik baskı yaşadıkları alanlarda, seyrektirler. Alt ve üst hoşgörü sınırlarının ötesindeki alanlarda ise hiç bulunmazlar.

melidir. Havadaki değişimler çok lokal olabilir. Örneğin; tek bir küçük alanda, gölgeli ve açık alanlar, veya yer ile yer üzerindeki çeşitli yüksekliklerdeki noktalar arasında birkaç derece sıcaklık farklılıkları olabilir. Nem de, rüzgar hızında, güneş ışığı miktarında, toprak tipinde yüksek oranda, benzer lokal varvasyonlar mevcut olduğundan, küçük bir alan içindeki tüm noktalarda bile, tam olarak aynı çeşit organizmalar bulmayı beklememeliyiz. Bitki ve hayvanlar, genelleşmiş bölgesel koşullarda yaşamazlar; belirli bir bölgede esaslı değişiklikler gösterebilen mikro-çevresel koşulların belli aralıklarında yaşarlar. Buna bağlı olarak, ekologlar, bir bitki türü, Güneyde, Güney Carolina, Kuzeyde Newyork'a, Batıda Atlantik kıyılarından Ohio'ya kadar yayılır dediklerinde, bu, türler bu tüm alan içinde onu destekleyen mikrohabitatlarda yaşar ve bu sınırlar dışındaki hiçbir mikrohabitatta bulunmaz anlamına gelir.

İklim ve hava durumu üzerine odaklanmış olsak da, aynı görüşler diğer çevre özelliklerine de uygulanabilir. Özel bir bitki türü için bölgenin iklimi ideal olabilir, toprak azot ve potasyumca zengin, olduğu halde eğer fosfor, bitkinin gereksindiğinden daha az ise, bitki orada gelişemez. Çevresel faktörlerin tek olarak önemi 1840'larda, Almanya, Giessen Üniversitesinden, Justus von Liebig tarafından belirlenmiştir. Liebig'in ***Minumum Kuralı,*** bitki gelişiminin hangi gerekli faktör ortamda en az ise, o faktör tarafından sınırlanacağını ifade eder. Daha sonra, İllinois Üniversitesinden V. E. Shelford, Liebig'in kuralını hayvanlara uygulayıp, fazla değerlerin de, çok az kadar zararlı olabileceğini dikkate alarak genişletmiştir. Shelford'un **Hoşgörü Kuralı** bir türün dağılımının, organizmanın en dar adaptasyon sınırlarına sahip olduğu çevre faktörü tarafından sınırlanacağını ifade eder (Şek. 40.41).

Liebig ve Shelford yasalarının ardındaki prensip, ekolojide önemli olsa da tek bir faktörün daima sınırlayıcı olduğu varsayımına temkinli yaklaşılmalıdır. Gerçek yaşam durumlarında (laboratuvar modelleriyle zıtlık gösteren), çevresel faktörler, herhangi bir faktörü sınırlayıcı olarak tanımlamanın imkansız olduğu ölçüde çok karmaşıktır. Örneğin, son bölümde gördüğümüz gibi (s. 1128), bir koşul bir tür için optimum değilse –tolere edilebilir olsa da– diğer bazı faktörlere karşı tolerans azalabilir (elips şeklindeki bir hacmin bir türün ekolojik nişini en gerçekçi yansıttığı sonucu). Bunun ötesinde, Hoşgörü Yasası, avcılık ve rekabet gibi biyotik sınırlayıcı faktörleri kapsamadıkça uygulanabilirliği sınırlı kalacaktır. Bir örnek olarak, binbirdelikotu *Hypericum perforatum* olayını düşünün.

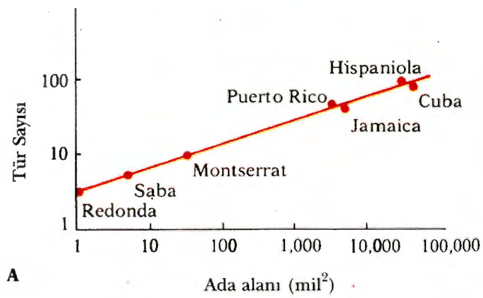
Sığırlar için zehirli olan bu bitki, Avrupadan, Birleşik Devletlerin batısına getirilmiş ve burada süratle milyonlarca hektarlık değerli toprağa yayılmıştır. Binbirdelik otunu kontrol etmek için, onunla beslenen bir böcek türü getirilmiştir. Kınkanatlı türü, üzerinde pek fazla beslenmediği, ormanlık alanlardaki gölgelik yerlerde kalan bazı küçük populasyonlar dışında, kısa bir sürede otlaklardaki bu yabani otu yok etmiştir. Burada, ortamdaki bazı fiziksel koşullara tolerans eksikliği olmasına karşın, binbirdelik otunun ormanlarda sınırlı kalmasını sağlayan açık olarak bu türdür; ancak yabani ot-kınkanatlı ilişkisinin geçmişini bilmeyen bir gözlemci için otun otlaklarda yayılmasını neyin önlediğini belirleyebilmesi zordur ve hatalı bir şekilde tohumun gölgeli bir habitata gereksinim duyduğunu sanacaktır.

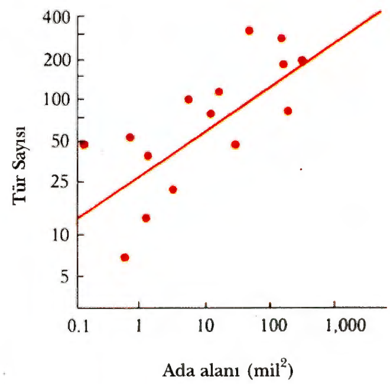
Yeni bir alana yerleşebilmede ekolojik uygunluk Bu gereksinme sıklıkla, yerleşecek türlerin önce çok az bir rekabet ve doğal düşman tehlikesi ile karşı karşıya kalmaları anlamına gelir. Yararlanabileceği henüz kullanılmamış kaynaklar olmalıdır. Neden basittir; koloni oluşturan birey yeni habitatta yaşayabilmek için fizyolojik potansiyele sahip olsa da, o alanda uzun süredir bulunmakta olan türlere göre, yeni koşullara daha az uyum yapma şansları olacaktır. Oraya yerleşmiş türlerden birinin nişi, koloni oluşturan bireyin potansiyel nişine çok benziyor ise, daha önce yerleşmiş türün muhtemelen rekabet avantajı olacak ve yeni bireylerin yerleşmesini önleyebilecektir. Bununla birlikte, olay her zaman böyle olmaz. Eğer yeni alandaki koşullar, önceki koşullara çok benzerse, koloni oluşturacak tür, yerleşik türe karşı rekabette üstün olabilir ve oradaki türün yerini alabilir.

Ekolojik uygunluk aynı zamanda yeni alanın büyüklüğünden de etkilenir. Adanın büyüklüğünün önemi, ada biyocoğrafyası çalışmalarına öncülük eden, Princeton'dan Robert Mac Arthur ve Harvard'dan E.O. Wilson tarafından çok iyi açıklanmıştır. Biz, makul olarak küçük bir adanın, bir grup organizmanın daha az türünü barındırabileceğini bekleyebiliriz. Bunun gerçekte doğru olduğu bulunmuştur, adalardaki tür sayılarının, alan ile ilişkili olduğu tekrar tekrar gösterilmiştir (Şek. 40, 42). Alan-tür eğrileri farklılık gösterse de, ekolojik koşullara ve çalışılan organizmaların taksonomik grubuna bağlı olarak, alandaki her 10 kat artışta, tür sayısının yaklaşık iki katına çıktığı şeklinde kaba bir genelleme yapılabilir; buna bağlı olarak, diğer koşullar aynı ise, 100 km^2'lik bir ada, 10 km^2'lik adadan, kabaca 2 kat daha fazla türü destekler. Bunun nedeni, kısmen daha geniş adaların daha çeşitli habitatları, dolayısıyla, daha zengin kaynak ve tür ilişkileri seçenekleri sunmalarındandır. Bununla birlikte, küçük adalardaki tür sayısı, küçük populasyon büyüklükleri ile de düşük tutulur. Alışılmadık bir hava koşulunda, küçük populasyonlarda tüm bireylerin ortadan kalkma riski varken, daha büyük adalar, herbir türün daha büyük populasyonlarını destekleme eğilimindedir.

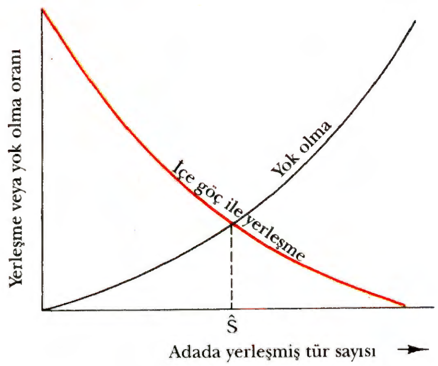
Sadece büyüklük değil, kaynaktan uzaklık da bir adada bulunan tür sayısını önemli ölçüde etkiler. Gelecek bölümde göreceğimiz gibi, türlerin iklimsel ve coğrafik engelleri aşma yetenekleri farklılık gösterir; biyocoğrafyacılar yıllardır aynı ölçü ve topoğrafik yapıdaki orta-okyanus adalarıyla yakın-kıyı adalarını kıyasladıklarında, yakın kıyı adalarındaki yüksek tür çeşitliliğini, bu adalara ulaşmadaki kolaylığa bağladılar. Fakat bu açıklamada bir problem vardır. Belli bir zamanda, kuş gibi dağılma yeteneği iyi olan canlıların çeşitliliğinin, koloni oluşturan bireylerin kaynaktan uzaklığına bakılmaksızın, benzer adalarda aynı olması beklenecektir. Oysa, kuşlarda ve diğer hareketli organizmalarda bile "uzaklık etkisi", kuvvetlidir.

MacArthur ve Wilson bu paradoksa bir çözüm önermişlerdir: sadece sınırlı kaynaklarda çoğalan bir populasyonun sonuçta doğum ve ölümler arasında bir dengeye ulaşması gerektiği gibi, bir adadaki türlerin sayısı da, göç sonrası yeni türlerin yerleşmesi ve varolan türlerin ortadan kalkması arasında bir denge değerine ulaşır. Adanın büyüklüğü, iklimi ve topoğrafyası, ada izolasyonundan bağımsız olan türlerin ortadan kalkma olasılığını belirler; fakat yeni türlerin göç





40.42 Alan-tür eğrilerine iki örnek
(A) Batı Hint Adalarındaki amfibi ve sürüngen türlerinin sayısı. (B) Galapagos Adalarındaki bitki türlerinin sayısı. Her iki örnekte de, tür sayılarının logaritması, kabaca ada alanının logaritması ile doğrusal olarak artar.



40.43 Bir adadaki tür çeşitliliğinin denge modeli. Adada yerleşen tür sayısı artarken, henüz yerleşmemiş olan türlerin immigrasyon (içeriye göç) ve başarılı yerleşim oranı azalır, yerleşmiş türlerin yok olma hızı da yükselir. İki eğrinin kesiştiği, yerleşme ve kaybolma oranlarının eşit olduğu noktada, adadaki tür sayısı dengededir ($\hat{S}$). Yerleşim oranı artana, veya yokolma hızı azalana kadar, ada daha fazla türü barındıramaz.

oranı koloni oluşturan bireylerin kaynaktan uzaklığı ile değişir. Benzer adalardaki türlerin denge sayısı izolasyonun artması ile azalır. Çünkü göçle, yok olan türlerin yerini yenilerinin alması uzun sürer. Bir ada, tür çeşitliliği açısından dengeye ulaştığında bile oradaki türlerin yavaş, ancak düzenli bir döngüsü bulunduğunu hatırlamak önemlidir.

Bu teoriyi, bir grafik modeline aktarabiliriz. Şekil 40.43'ün gösterdiği gibi, bir adaya henüz yerleşmemiş türlerin göç oranı, adaya yerleşen türlerin sayısı arttıkça düşmektedir. Kaynak adalardan veya kıtalardan gittikçe daha fazla göçmen bireyler, adada önceden yerleşmiş türleri temsil ettiğinden, yeni türlere ait göçmen bireylerin yüzdesi azalır. Diğer yandan, birim zamanda yok olan tür sayısı olarak ölçülen, yok olma hızı, adadaki tür sayısı arttıkça yükselir. Bu kısmen, toplam tür sayısının daha fazla olmasına bağlıdır; ancak diğer bir neden (Şek. 40.43'de yok olma eğrisinin yukarı doğru kıvrılmasını sağlar), adadaki tür sayısı arttıkça ortaya çıkan türler arası rekabettir –kaynak kullanımında çakışmanın giderek arttığının bir yansıması–. Göç/yerleşme ve yok olma eğrilerinin kesiştiği nokta, tür çeşitliliğindeki denge durumunu gösterir. Hem göç hem de yok oluş sürer; ancak yerleşmiş türlerin toplam sayısı önemli ölçüde değişmez.

Şekil 40.44, uzaklık etkisinin nasıl ortaya çıktığını göstermektedir. İki ada karşılaştırıldığında, biri koloni oluşturan bireylerin kaynağının yakınında olup, yüksek bir göç hızına sahiptir; diğeri daha uzakta olduğundan, daha düşük bir göç hızına sahiptir. İki göç eğrisinin, yatay ekseni aynı noktada kestiğine dikkat edin: eğer adalarda türlerin ortadan kalkması hiç olmasaydı, o adaya ulaşan potansiyel göçmen olasılığı birim zamanda çok daha yavaş olduğundan, uzak adadaki sayıya daha yavaş ulaşılsa da, yerleşmiş türlerin maksimum sayısı sonuçta her biri için aynı olacaktı. İki adanın büyüklüğü, topoğrafyası ve ikliminin aynı olduğu varsayıldığında, her ikisi için tek yok olma eğrisi çizilir. Bununla birlikte, yok olma eğrisi ile yakın –ada göç/yerleşme eğrisinin kesişmesi, uzak– ada eğrisi ile kesiştiği noktanın sağındadır. Diğer bir deyişle, yakın adadaki dengede olan tür sayısı uzak ada denge tür sayısından daha fazladır.

Ada biyocoğrafyası genelde türlerin dağılımını yöneten faktörler için net bir model sağladığından, ekologlar ada biyocoğrafyasını şevkle çalışırlar. Tatlısu gölleri veya kaplıcalar biyocoğrafik adalar olarak düşünülürler; aynı şekilde otlaklarla birbirinden ayrılmış ormanlar, daha nemli alanlarla ayrılmış çöller, dağ zirveleri veya parklar biyocoğrafik bölge olarak düşünülebilir. Gerçek adalar gibi, bu habitat "adalar"da, alan-tür kuralına tabidirler, yani, daha büyük alan, daha çok tür çeşitliliği. Aslında, habitat adalar, gerçek adalardaki bazı sınıflara göre teoriye daha iyi uyarlar; yayılışı zayıf olan organizmaların (örneğin, kertenkeleler ve tatlısu balıklarının) okyanustaki adalara ulaşma ve ulaşabildikleri pek uygun olmayan adalarda yaşamını sürdürebilen bir populasyon oluşturma şansı azdır. Sonuçta şans etkisi baskın olacak ve uzaklık veya büyüklüğün düzenli bir etkisi ortaya çıkmayacaktır. Bunun tersine, Ana karalarda, kara köprüsü ve tatlısu göç yolları ile habitat adalara ulaşmak daha kolaydır.

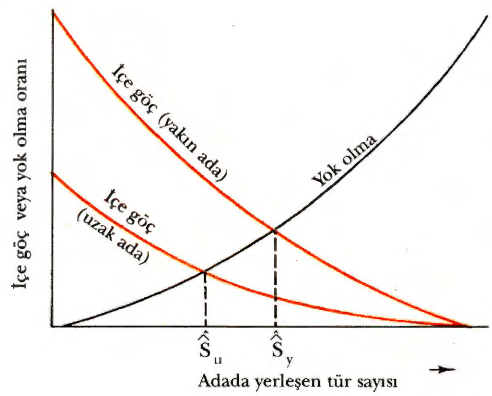
Yeni alana fiziksel giriş Eğer, yeni bir alana ulaşmanın hiçbir yolu yok ise, bir tür için orada yaşayabilmek üzere fiziksel potansiyel ve ekolojik uygunluğa sahip olmanın bir yararı yoktur. Kuşkusuz, yaygın pek çok Kuzey Amerika memelisi, Avustralya'da yaşayabilir ve başarılı olabilirdi; fakat, kıtaya ulaşma yolları olmaksızın, bu potansiyel sınır genişlemesi gerçekleşmeyecektir.

Organizmaların dağılabilecekleri veya bir yerden diğerine dağıtılabilecekleri çeşitli yollar vardır. Birçok hayvan için en belirgin olanı, yürüme, sürünme, uçma veya yüzme gibi aktif harekettir. Pekçok sesil deniz hayvanının bile, serbest yüzen larva dönemleri vardır. Aktif hareket tek bir jenerasyonun üyelerini başlangıç noktasından kısa bir mesafeye taşıyabilir; ancak pek çok jenerasyon sonra toplu etki, türleri yüzlerce veya binlerce mile yayabilir. Uzun jenerasyon serileri boyunca bu ilerleyen dağılma ilk bakışta çok yavaş gibi görünse de, böyle değildir. Tahminen bütün organizmalar, uygun habitatlar varlığında, nisbeten kısa bir zamanda, tüm dünyaya yayılabilirler. Bundan 15.000 yıl önce buzlarla çevrili bölgelerde, bugün mevcut tüm bitki ve hayvan türleri, bir kaç yüzyılda yeniden koloni oluşturmuştur (Şek. 40.37).

Büyük ve ağır hayvanlarda, dağılımın temel yolunun aktif hareket olduğunu düşünürüz. Fakat, bitkiler ve birçok küçük hayvan için pasif taşınma daha önemlidir. Örneğin, pek çok bitkinin, tohumları veya sporları çok uzak mesafelere sürüklenebilir, böceklerin, örümceklerin, küçük yumuşakçaların ve diğer omurgasızların kuvvetli rüzgarlarla yüzlerce mil uçtuğu bilinmektedir. Pilotlar bazen, yüksek irtifalarda hızlı hava akıntılarıyla sürüklenen çok sayıda böcekle karşılaşırlar. Sucul organizmalar da, benzer şekilde kuvvetli su akıntılarıyla sürüklenebilirler. Hatta oldukça büyük karasal bitki ve hayvanlar, yüzen kütükler veya birbirine dolaşmış bitkiler ile su üzerinde, uzun mesafelere taşınabilir. Özellikle taşkınlarda, bu kütükler ve bitki yığınları Amazon, Kongo gibi büyük nehirlerle denize sürüklenir. Köklerle bağlanmış toprak ve organik madde artıklarından oluşmuş yaklaşık 100 m^2'lik bir yığın, 1892'de Kuzey Amerika'nın Atlantik Okyanusu'nda görülmüştür. Bu yığının üzerinde 10 m uzunluğunda ağaçlar ve çalılar yetişmekteydi. Adeta yüzen bir ada görünümündeki yığının en azından 1600 km. sürüklenmiş olduğu bilinmektedir.

Bazı bitki ve küçük hayvanlar, kuşlar ve memeliler aracılığıyla yayılır. Örneğin, pek çok bitki tohumu zarar görmeksizin yüksek hayvanların sindirim kanallarından geçebilir ve eğer hayvanın dışkısı uygun bir yere bırakılır ise, çimlenip büyüyebilir, gerçekten bazı tohumlar önce bir omurgalı bağırsağında geçmeden çimlenemez. (Örneğin, yenebilen meyveler, yenmek için omurgalıları teşvik eder, tohumlarını dağıtır ve tekrar dışkı bırakıldığında kendileri için gübre sağlar; meyvanın müshil etkileri de, tohumların sindirim enzimlerinden zarar görmeden, uzak mesafelere taşınması için bir adaptif özelliktir). Bitki tohumlarının ve bazı küçük sucul hayvanların yumurta ve larvalarının, yüzücü veya sığ su kuşlarının tüyleri veya bacakları ile taşınabileceğine ilişkin örnekler de vardır. Şüphesiz, insanoğlu da dağılımda önemli bir ajandır.

Güney Batı Pasifik'te Java ve Sumatra arasındaki küçük bir ada olan Krakatoa'nın, yakın geçmişi hem bitkiler hem de hayvanlar tarafından yeni alanlara dağılma ve koloni oluşturmada doğal bir de-



40.44 Kurucu türlerin kaynağından adaya olan uzaklığın, dengedeki tür sayısına etkisi
Uzak adaya gidip yerleşecek türlerin içe göç (immigrasyon) oranı, yakın adaya kıyasla daha düşüktür. Bu yol ile, uzak adada denge tür sayısına ($\hat{S}_u$), yakın adadaki tür sayısından ($\hat{S}_y$) daha az sayı ile ulaşılır.

neme oluşturur. 27 Ağustos 1883'de şiddetli bir volkanik patlama, adanın büyük bir bölümünü tahrip etmiş ve geride 6-60 m derinliğinde sıcak kül tabakası ve süngertaşı bırakmıştır. Adada herhangi bir yaşam kaldığına ilişkin hiçbir kanıt yoktur. Krakatoa'ya en yakın ada 19 km uzaklıktaydı, orada da yaşamın çoğu patlamayla oluşan zehirli gazlar ve kalın bir kül tabakası tarafından yok edilmişti. Daha sonraki ada 40 km uzakta idi. Kısaca, Krakatoa bir anda, açık denizde, en yakın potansiyel koloni oluşturan bireylerin oluşturduğu kaynaktan 40 km uzakta yer alan, yaşamdan mahrum bir ada haline gelmişti (Şek. 40.45).

Patlamadan dokuz ay sonra, bir biyolog adaya gitti ve gayretli araştırmaları sonucu bulabildiği tek canlı, ağını örmekle meşgul yalnız bir örümcekti; örümceğin bu adaya rüzgarla sürüklendiği hemen hemen kesindi. Bununla birlikte büyük bir olasılıkla kıyıdaki yarıklar içinde, yaşamını sürdüren yoğun fotosentetik mavi-yeşil alg kolonileri mevcuttu. Sadece 3 yıl sonra, kumsalda yetişen çok sayıda bitki ve adanın daha iç kısımlarında bazı eğrelti ve çim bitkilerinin gelişmeye başladığı görüldü. Kıyı bitkileri, hemen hemen tüm tropikal Pasifik adaları kıyılarında bulunan, tohumları deniz suyuna çok dayanıklı olup, okyanus akıntıları ile düzenli olarak uzak mesafelere taşınan bitki çeşitleri idi. Krakatoa'da kısa bir süre sonra yetiştiği saptanan eğrelti, hafif hava hareketleriyle bile kolayca taşınabilen çok hafif sporlarla ürerler.

Patlamadan 13 yıl sonra, 1896 yılında ada tamamen bitki örtüsü ile kaplanmıştı; ancak bitkiler iç kısımlara göre, halâ sahilde daha fazlaydılar. Bitkilerin çoğu deniz akıntıları ve rüzgarla yayılmış olanlardı; ancak yaklaşık %9'u büyük bir olasılıkla kuşlar gibi, diğer aracılarla ulaşmış olmalıydı. 1906'da ada, yoğun bir vejetasyonla kaplıydı ve orada yaşayan 263 hayvan türü bulunuyordu, çoğu böcekti; ancak 4 tür kara salyangozu, 2 sürüngen türü ve 16 kuş türü vardı. Böceklerin pek çoğu adaya uçmuş veya sürüklenmişti ancak bazıları (ve belki sürüngenlerde), yüzen kalıntılarla ulaşmışlardı. Kuş türlerinin sayısı, 1921'ye kadar doygunluğa ulaşmıştı ve MacArthur ile Wilson tarafından öngörülen yavaş bir döngü sonucu, yerleşik türlerin yok oluşları göçmen türlerin yerleşmesi ile dengelenmişti. Bitki türlerinin sayısı, en azından 1930'ların sonuna kadar artmaya devam etmişti.

Rüzgar ve okyanus akıntılarıyla yayılan organizmalar ve kuş, yarasa, böcek gibi aktif olarak uçan hayvanlar, bugünde Krakatoa adasında baskınlığını sürdürmektedirler; ama diğer yollarla ulaşmış organizmaların yüzdesi de artmış olmalıdır. Eğer, Krakatoa'yı, adanın tarihiyle ilgili bilgisi olmayan biri ziyaret ederse, burasının yaklaşık 100 yıl önce yaşamın olmadığı kül ve buharlaşan lav kütlesi olduğunu güçlükle tahmin edecektir.

Krakatoa, koloni oluşturan türlerin kaynaklarından daha uzakta olsaydı, tür çeşitliliği daha yavaş artacaktı. Ayrıca, uzaklık etkisi nedeniyle, dengeye daha az sayıda tür ile ulaşılacaktı; daha önce gördüğümüz gibi, bir ada, yeni koloni oluşturanların kaynağından uzaklaştıkça, uzaklık tek başına immigrasyon oranını azalttığından, daha düşük sayıdaki tür çeşitliliği ile denge olacaktır.

Uzaklık ne olursa olsun, potansiyel olarak koloni oluşturabileceklere göre, bazı türlerin, bölgeye diğerlerinden daha kolay fiziksel giriş yolları vardır; bunun sonucu, küçük hayvanlar için sal üzerinde ta-



A



B

40.45 Krakatoa
Krakatoa Adası'nda tüm yaşam, 1883'de volkanik bir patlamayla yokolmuştu. böyle bir patlamanın etkisi ile, tesadüfi filizlenen Hindistancevizi dışında, çok hücreli hayvanların olmadığı külle kaplanmış kıyı alanları (A). Şu anda ise adada geniş alanlar yeniden işgal edilmiş durumdadır (B).

şınarak, rüzgarla sürüklenerek Krakatoa'ya ulaşabilmek, büyük memelilerden daha kolay olmuştur. Herhangi iki bölge arasına giren jeolojik veya ekolojik zonların diğerlerine göre bazı türlerin dağılımı için daha etkili engeller oluşturacağı açıktır. Okyanusların geniş alanı, atların ve fillerin hareketini hemen tamamen önleyebilir; ancak çok sayıda Hindistan çevizi, okyanusu geçebilir. Çünkü bunların suya dayanıklı tohumları zarar görmeden haftalarca denizde yüzebilir. İki ormanlık alanı ayıran bir otlak, bazı orman hayvanları için geçilemez bir engel olabilir ve bunların bir ormandan diğerine hareketlerini engeller. Diğer orman hayvanları için otlağı geçmek zor olsa da, bazen başarabilirler, diğer bazıları da otlaktan serbestçe geçebilirler. Kısaca, bir türün dağılımı için engel olan bir bariyer diğeri için zor, ancak geçilmesi mümkün, üçüncü bir tür için ise kolayca aşılabilir olabilir. Farklı türler için etkili olan rota ve engelleri bilmek, yeryüzündeki organizmaların dağılım şekillerini anlamak için gereklidir.

Ekoloji ile ilgili tartışmamızı geleceğe yansıtmadan tamamlamak olanaksızdır. Bir zamanlar türümüz gezegenimizdeki biyolojik kadronun küçük bir üyesiydi. İki teknolojik hamle –önce bitkilerin, daha sonra da hayvanların evcilleştirilmesi– populasyon büyüklüğümüzü ve dağılımımızı kontrol eden ana sınırlayıcı faktörleri bozdu. Kültür bitkilerini ve hayvan sürülerini yönetme ve tohum depolama yetkinlikleri, şehirlerin gelişimini, refahı ve kendi kendine yetebilmeyi sağlayan bir dizi kültürel ve tarımsal gelişmeyi mümkün kıldı. Son iki bölümden anlaşıldığı gibi, insan nüfus artışı eksponensiyel olarak artışını sürdürmektedir ve milyarlarca insanı besleme çabaları, diğer türlerin hızlı bir şekilde amansızca ortadan kalkmasına, ormanların, kültür alanlarının, su kaynaklarının ve hatta soluduğumuz havanın bozulmasına yol açmaktadır. Bilimsel gelişmelerle bu problemler kısmen çözülebilir ve biyosferin bozulması yavaşlatılabilir ise de, ancak insan nüfus artışının durması uzun dönemli çözümler yaratabilir. Ya moral bozucu, tüketici savaşlar, hastalık ve açlık, ya da bilinçli ve bilge kararlar, yirmibirinci yüzyılın seçimi olacaktır.

ÇALIŞMA SORULARI

1. Çöllerin ve deniz kıyılarının fizyolojik tehditlerini karşılaştırın ve farklarını belirtin (sy. 1177-78)
2. Uzun dönemde, şayet tüketiciler olmasaydı, net üretim ne olacaktı? (s. 1155)
3. Dünya ekseninin rotasyonu güneşe göre olmamış olsa idi, dünya biyomlarının ve türlerinin dağılımı nasıl olacaktı? Okyanuslar ve kıtasal kayma olmasa idi ne gibi değişiklikler olacaktı? (s,: 1170-86)
4. Kanda, karbonik anhidrazın hangi hızla CO_2'i çözdüğünü ele alarak, bu enzimin aşırı miktarlarda üretildikten sonra okyanuslara boşaltılmasının niçin sera ısınmasını durduramayacağını açıklayınız. (s. 876-77, 1159-61.)

BÖLÜM İLE İLGİLİ KAVRAMLAR

- Brüt ve net üretim
- Besin zinciri
  - Beslenme düzeyleri
    - Üreticiler, birincil ve ikincil tüketiciler
    - ayrıştırıcılar
- Farklı basamaklardaki oransal verimlilik ve biyokütle
- Besin döngüsü
  - Su döngüsü
  - Karbon döngüsü ve sera etkisiyle ısınma
  - Azot döngüsü
  - Fosfat döngüsü ve ötrofikasyon
- Toprak
  - Bileşimi ve bitki büyümesi
  - Bozulma: aşırı otlatma, erozyon, yıkanma, asidifikasyon, tuzlanma
- Biyomlar
  - İklim modelleri
    - Mevsimsel ve enlemsel topoğrafik etkiler
  - Biyom tipleri
    - özellikleri
    - iklim ile ilişkileri
- Biyocoğrafya
  - Kıtaların kaymasının evrimleşmeye etkileri
  - Belli başlı iklimsel devirlerin evrimleşmeye etkileri
  - Toplu ortadan kalkmaların nedenleri ve sonuçları
  - Dağılım
    - fizyolojik yetenek
    - ekolojik uygunluk
    - ada biyocoğrafyası
      - tür-alan ilişkisi
      - tür-uzaklık ilişkisi
    - fiziksel giriş

ÖNERİLEN KAYNAKLAR

Berner, R. A., and A. C. Lasaga, 1989. Modeling the geochemical carbon cycle, *Scientific American* 260 (3).

Bormann, F. H., and G. E. Likens, 1970. The nutrient cycles of an ecosystem, *Scientific American* 223 (4). (Offprint 1202) *On the studies of the Hubbard Brook Forest discussed in the text.*

Brill, W. J., 1977. Biological nitrogen fixation, *Scientific American* 236 (3). (Offprint 922) *How certain bacteria, the Cyanobacteria among them, act as the major suppliers of fixed nitrogen for the rest of the living world.*

Dietz, R. S., and J. C. Holden, 1970. The breakup of Pangaea, *Scientific American* 223 (4). (Offprint 892)

Gates, D. M., 1971. The flow of energy in the biosphere, *Scientific American* 225 (3). (Offprint 664) *On the radiant energy the earth receives from the sun—and the relatively small percentage that is trapped by green plants and made available to biotic communities.*

Gosz, J. R., R. T. Holmes, G. E. Likens, and F. H. Bormann, 1978. The flow of energy in a forest ecosystem, *Scientific American* 238 (3). (Offprint 1384)

Graedel, T. E., and P. J. Crutzen, 1989. The changing atmosphere, *Scientific American* 261 (3). *On the greenhouse effect.*

Hallam, A., 1972. Continental drift and the fossil record, *Scientific American* 227 (5). (Offprint 903)

Mohner, V. A., 1988. The challenge of acid rain, *Scientific American* 259 (2).

Myers, N., 1984. *The Primary Source: Tropical Forests and Our Future.* W. W. Norton, New York.

Post, W. M., 1990. The global carbon cycle, *American Scientist* 78, 310–326. *An extremely detailed and wide-ranging treatment.*

Richards, P. W., 1973. The tropical rain forest, *Scientific American* 229 (6). (Offprint 1286) *On the human threat to its survival.*

Schneider, S. H., 1989. The changing climate, *Scientific American* 261 (3). *On global warming.*

Went, F. W., 1949. The plants of Krakatoa, *Scientific American* 181 (3). *The reinvasion of the island of Krakatoa by plants after all life on it had been destroyed by a volcanic eruption.*

White, R. M., 1990. The great climate debate, *Scientific American* 263 (1). *On the controversy over the effects of increasing levels of carbon dioxide.*

Wilson, E. O., 1989. Threats to biodiversity, *Scientific American* 261 (3). *On human activities that are leading to large numbers of extinctions.*

EK: CANLILARIN SINIFLANDIRILMASI

Burada, günümüzde yaygın olarak kullanılan sınıflandırmalardan biri verilmiştir. Diğer bazı sistemler daha az ya da daha fazla sayıda divizyo ve şube tanımlar ve sınıfları çeşitli şekillerde bir araya toplar ya da böler; fakat ortak noktalarına bakılınca çeşitli sınıflandırma sistemleri arasındaki uyuşmazlıklar küçüktür. 19-25. Bölümlerde farklı sistemlerin dayanaklarına konu olan belirli noktalar tartışılmıştır.

Genel olarak botanikçiler, zoologların şube olarak isimlendirdikleri ana gruplar için "divizyo" terimini kullanırlar. Yalnızca iki ya da üç alem kabul eden sınıflandırmalarda, terminolojideki bu farklılık pek zorluk yaratmaz; çünkü bu kullanım herbir alem için uygundur. Fakat burada olduğu gibi Protista bir alem olarak kabul edildiğinde, uygunluk, çok iyi bir kullanımla başarılabilir. Genel olarak Protista, divizyo olarak isimlendirilen bitki ve mantar benzeri gruplar ile, şube olarak isimlendirilen hayvan benzeri grupları içerir. Biz de bu kullanımları uygun bulmaktayız.

Burada bir divizyo ya da şube içindeki sınıfların çoğu verilmiş; ancak şube yalnızca bir sınıf içeriyorsa içerdiği sınıf isimlendirilmemiştir. Bazı sınıfların -örneğin Insecta ve Mammalia- takımları da verilmiştir. Bu listede Placodermi gibi, evrimsel olarak önemli; fakat ortadan kalkmış bir kaç grup dışında, yalnızca günümüzde yaşayanlar yer almıştır. Çok iyi bilinen birçok cinse ait oldukları taksonlar içerisinde örnekle gösterilerek değinilmiştir.

Mümkün olan her yerde, yüksek taksonların yaşayan türlerinin sayıları hakkında bir tahmin yapılmıştır.

ALEM EUBACTERIA* (3,000)

DİVİZYO MOR BACTERIA

SINIF MOR SULFUR BACTERIA. *Pseudomonas, Escherichia*
SINIF RHODOPSEUDOMONAS. *Rhodopseudomonas, Rhizobium*
SINIF MOR NONSULFUR. *Sphaerotilus, Alcaligenes*
SINIF DESULFOVIBRIO. *Desulfovibrio*
SINIF RICKETTSIAE. *Rickettsia, Coxiella*

DİVİZYO PROCHLOROPHYTA. *Chloroxybacteria, Prochloron*

DİVİZYO CYANOBACTERIA. *Oscillatoria, Nostoc, Gloeocapsa, Microcystis*

DİVİZYO GREEN SULFUR BACTERIA. *Chlorobium*

DİVİZYO SPIROCHETES. *Treponema, Spirochaeta*

DİVİZYO GRAM-POSİTİVE BACTERIA

SINIF CLOSTRIDIA. *Bacillus, Clostridium, Mycoplasma, Staphylococcus, Streptococcus*
CLASS ACTINOMYCES. *Micrococcus, Actinomyces, Sterptomyces*
CLASS MYCOPLASMA. *Mycoplasma, Acholeplasma*

ALEM ARCHAEBACTERIA (200)

DİVİZYO METHANOGENS. *Methanobacterium*

DİVİZYO HALOPHILES. *Halobacterium*

DİVİZYO THERMOACIDOPHILES. *Thermoplasma*

DİVİZYO SULFUR İNDİRGEYENLER.

ALEM ARCHAEZOA (400)†

ŞUBE METAMONADA. *Giardia, Entermorias, Spironucleus*

ŞUBE MICROSPORIDIA. *Vairimorpha*

ŞUBE ARCHAEAMOEBA. *Polemyxa*

* Bakteriler için, yüksek taksonlar düzeyinde, genel kabul görmüş bir sınıflandırma mevcut değildir. Son zamanlarda yapılan bir sınıflandırmada bakteriler, 17 ayrı divizyoya bölünmüştür; bazılarının resmi ismi yoktur. Bir diğer önemli sınıflandırma, onları, 19 "kısma" ayırır; çoğunun resmi ismi yoktur. Henüz tam olmadığı kabul edilen bir diğer sınıflandırma, G.E. Fox et al. tarafından Science, vol. 209, 1980'de ve M.L. Sogin et al., tarafından Science, vol. 243, 1989'da tanımlandığı gibi, ribozomal RNA'ların sekanslarındaki benzerliklere dayandırılmıştır.

† Protistleri, algleri ve bitkileri sınıflandırmak için bir çok seçenek vardır. Bu Sistem, Sogin et al., ve T. Cavalier-Smith adlı araştırmacıların Nature, vol, 33, 1989'da yayınlanan çalışmasından çıkarulmışur ve esas olarak rRNA'lar üzerine dayandırılmıştır.

ALEM PROTISTA†

BÖLÜM PROTOPHYTA: Birhücreli algler**

DİVİZYO EUGLENOİDEA. Euglenoyitler (800). *Euglena, Eutreptia, Phacus, Colacium*

DİVİZYO DİNOFLAGELLATA. Dinoflagellatlar (1,000). *Gonyaulax, Gymnodinium, Ceratium, Gloedinium*

BÖLÜM PROTOMYCOTA: Birhücreli mantarlar

ŞUBE SPOROZOA. Spor oluşturan birhücreliler (3,600)

SINIF TELOSPOREA. *Monocystis, Gregarina, Eineria, Toxoplasma, Plasmodium*
SINIF PIROPLASMEA. *Babesia, Theileria*

ŞUBE MYXOZOA. Myxosporia üyeleri (800). *Myxobolus, Myxidium, Ceratomyxa*

BÖLÜM GYMNOMYCOTA: Cıvık mantarlar

DİVİZYO PLASMODİOPHOROIDA. Plasmodiophores ya da endoparazitik cıvık mantarlar). *Plasmodiophora, Spongospora, Woronina*

DİVİZYO MYCETOZOA.

SINIF ACRASIOIDA. Hücreli cıvık mantarlar (26). *Dictyostelium, Polysphondylium*
SINIF MYXOIDA. Gerçek cıvık mantarlar (400). *Physarum, Hemitrichia, Stemonitis*

BÖLÜM PROTOZOA: Hayvan benzeri birhücreliler**

ŞUBE KINETOPLASTIDA (17,000)

Altşube Mastigophora.

SINIF ZOOFLAGELLATA (ya da Zoomastigina). "Hayvan benzeri" kamçılılar. *Trypanosoma, Calonympha, Chilomonas, Trichonympha*
SINIF OPALINATA.‡ Opalinitler. *Opaline, Zelleriella*

† Protistleri, algleri ve bitkileri sınıflandırmak için bir çok seçenek vardır. Bu Sistem, Sogin et al., ve T. Cavalier-Smith adlı araştırmacıların Nature, vol, 33, 1989'da yayınlanan çalışmasından çıkarulmışur ve esas olarak rRNA'lar üzerine dayandırılmıştır.

** Bu geleneksel sınıflandırma, kullanışlı olmasına karşın, filogenetik geçerliliği yoktur.

‡ Opalinitler, kamçı yerine sil taşımaları nedeniyle bazen Ciliata içerisine yerleştirilir; fakat bu organizmalar, Ciliata sınıfının diğer ayırt edici özelliklerinden yoksundur. Bununla birlikte, bu organizmaların Mastigophora ile de çok iyi uyuşmadığını kabul etmek gerekir.

Altşube Sarcodina.

SINIF RHIZOPODEA. Çıplak ve kabuklu amipler, foraminiferler. *Amoeba, Pelomyxa, Entamoeba, Arcella, Globigerina, Textularia*

SINIF ACTINOPODEA. Işınlılar, güneşhayvanları. *Aulacantha, Acanthometron, Actinosphaerium, Actinophrys*

ŞUBE CILIATA. Ciliates (6,000). *Paramecium, Stentor, korticella, Spirostomum*

ALEM CHROMISTA*

DİVİZYO PHAEOPHYTA*. Kahverengi algler (1,500). *Sargassum, Ectocarpus, Fucus, Laminaria*

DİVİZYO CHRYSOPHYTA.

SINIF CHRYSOPHYCEAE . Altın sarısı-kahverengi algler (650). *Chrysamoeba, Chromulina, Synura, Mallomonas*

Sınıf Haptophyceae (ya da Prymnesiophyceae). Haptofitler ve Coccolithoforlar. *Isochrysis, Prymnesium, Phaecystis, Coccolithus, Hymenomonas*

SINIF XANTHOPHYCEAE. Sarı-yeşil algler (360). *Botrydiopsis. Halosphaera, Tribonema, Botrydium*

SINIF EUSTIGMATOPHYCEAE. Eustigmatofitler. *Pleurochloris, Visheria, Pseudocharaciopsis*

SINIF CHLOROMONADOPHYCEAE. Chloromonatlar. *Gonyostomum, Reckertia*

SINIF BACILLARIOPHYCEAE. Diatomlar (10,000). *Pinnularia, Arachnoidiscus, Triceratium, Pleurosigma*

DİVİZYO CRYPTOPHYTA. Cryptomonatlar. *Cryptomonas, Chroomonas, Chilomonas, Hemiselmis*

DİVİZYO LABYRİNTHULEA. Ağsı cıvık mantarlar. *Labyrinthula*

DİVİZYO OOMYCOTA. Su küfü, beyaz küf (400). *Saprolegnia, Phytophthora, Albugo*

ALEM PLANTAE

BÖLÜM THALLOPHYTA†

DİVİZYO CHLOROPHYTA. Yeşil algler (7,000). *Chlamydomonas, Volvox, Ulothrix, Spirogyra, Oedogonium, Ulva*

DİVİZYO CHAROPHYTA. Stoneworts (300). *Chara, Nitella, Tolypella*

† Protistleri, algleri ve bitkileri sınıflandırmak için bir çok seçenek vardır. Bu Sistem, Sogin et al., ve T. Cavalier-Smith adlı araşurmacıların Nature, vol, 33, 1989'da yayınlanan çalışmasından çıkarulmıştır ve esas olarak rRNA'lar üzerine dayandırılmıştır.

** Bu geleneksel sınıflandırma, kullanışlı olmasına karşın, filogenetik geçerliliği yoktur.

DİVİZYO RHODOPHYTA. Kırmızı algler (4,000). *Nemalion, Polysiphonia, Dasya, Chondrus, Batrachospermum*

BÖLÜM EMBRYOPHYTA†

DİVİZYO BRYOPHYTA (23,600)

SINIF HEPATICAE. Ciğer otları, Marchantia, *Conocephalum, Riccia, Porella*

SINIF ANTHOCEROTAE. Boynuzotları. *Anthoceros*

SINIF MUSCI. Karayosunları. *Polytrichum, Sphagnum, Mnium*

DİVİZYO TRACHEOPHYTA. Damarlı bitkiler

Altdivizyo Psilopsida. *Psilotum, Tmesipteris*

Altdivizyo Lycopsida. Topuzlu yosunlar (1,500). *Lycopodium, Phylloglossum, Selaginella, Isoetes, Stylites*

Altdivizyo Sphenopsida. Atkuyrukları (25). *Equisetum*

Altdivizyo Pteropsida. Eğreltiler (10,000). *Polypodium, Osmunda, Dryopteris, Botrychium, Pteridium.*

Altdivizyo Spermopsida. Tohumlu bitkiler

SINIF PTERIDOSPERMAE. Tohumlu eğreltiler. Yaşayan formu yoktur.

SINIF CYCADAE. Cycadlar (100). *Zamia*

SINIF GINKGOAE (1). *Gingko*

SINIF CONIFERAE. Conifers (500). *Punis, Tsuga, Taxus, Sequoia*

SINIF GNETEAE (70). *Gnetum, Ephedra, Welwitschia*

SINIF ANGIOSPERMAE. Çiçekli bitkiler

ALTSINIF DICOTYLEDONEAE. İki çenekliler (225,000). *Magnolia, Quercus, Acer, Pisum, Taraxacum, Rosa, Chrysanthemum, Aster, Primula, Ligustrum, Ranunculus*

ALTSINIF MONOCOTYLEDONEAE. Birçenekliler (50,000). *Lilium, Tulipa, Poa, Elymus, Triticum, Zea Ophyrys, Yucca, Sabal*

ALEM FUNGI

DİVİZYO HYPHOCHYTRIDIOMYCOTA. Hyphochytridler (25). *Rhizidiomyces*

DİVİZYO CHYTRIDIOMYCOTA. Chytritler (1,000). *Olpidium. Rhizophydium, Diplophyletis, Cladochytrium*

DİVİZYO ZYGOMYCOTA. Konjugasyon yapan küf mantarları (250)

SINIF ZYGOMYCETES. *Rhizopus, Mucor, Phycomyces, Choanephora, Entomophthora*

SINIF TRICHOMYCETES. *Stachylina*

DİVİZYO ASCOMYCOTA. Askuslu mantarlar (12,000)

SINIF HEMIASCOMYCETES. Mayalar ve akrabaları. *Saccharomyces, Schizosaccharomyces, Endomyces, Eremascus, Taphrina*

** Bu geleneksel sınıflandırma, kullanışlı olmasına karşın, filogenetik geçerliliği yoktur.

SINIF PLECTOMYCETES. Tozlu küfler, meyve küfleri, vs. *Erysiphe, Podosphaera, Aspergillus, penicillium, Ceratocystis*

SINIF PYRENOMYCETES. *Sordaria, Neurospora, Chaetomium, Xylaria, Hypoxylon*

SINIF DISCOMYCETES. *Sclerotinia, Trichoscyphella, Rhytism, Xanthoria, Pyronema*

SINIF LABOULBENTOMYCETES. *Herpomyces, Laboulbenia*

SINIF LOCULOASCOMYCETES. *Cochliobolus, Pyrenophora, Leptosphaeria, Pleospora*

DİVİZYO BASIDIOMYCOTA. Bazidiyumlu mantarlar (15.000)

SINIF HETEROBASIDIOMYCETES. Paslar ve küfler, *Ustilago, Urocystis, Puccinia, Phragmidium, Melampsora*

SINIF HOMOBASIDIOMYCETES. Dirsekli mantarlar, şapkalı mantarlar, vs. *Coprinus, Marasmius, Amanita, Agaricus, Lycoperdon, Phallus*

ALEM ANIMALIA*

ALTALEM PARAZOA

ŞUBE PORIFERA. Süngerler (5,000)

SINIF CALCAREA. Kalkerli süngerler. *Scypha, Leucosolonia, Sycon, Grantia*

SINIF HEXACTINELLIDA. Cam süngerleri. *Euplectella, Hyalonema, Monoraphis*

SINIF DEMOSPONGIAE. Spongilla, Euspongia, *Axinella*

SINIF SCLEROSPONGIAE. Mercan süngerleri. *Ceratoporella, Stromatospongia*

ALTALEM PHAGOCYTELLOZOA

ŞUBE PLACOZOA (1). Trichoplax

ALTALEM EUMETAZOA

BÖLÜM RADIATA

ŞUBE CNIDARIA (ya da Coelentrata)

SINIF HYDROZOA. Hydrozoa üyeleri (3,700). *Hydra, Obelia, Gonionemus, Physalia*

SINIF CUBOZOA. Deniz arıları (20). *Tripedalia*

SINIF SCYPHOZOA. Denizanaları (200). *Aurelia, Pelagia, Cyanea*

SINIF ANTHOZOA. Deniz şakayıkları ve mercanlar (6,100). *Metridium, Pennatula, Gorgonia, Astrangia*

ŞUBE CTENOPHORA. Denizanaları (90). *Pleurobrachia, Haeckelia*

* Animalia'nın sınıflandırılması, "Synopsis and Classification of living organisms, ed. S.P. Parker, McGraw-Hill, New York, 1982" adlı eserden uyarlanmıştır.

BÖLÜM PROTOSTOMIA

ŞUBE PLATYHELMINTHES. Yassısolucanlar (10,000)

SINIF TURBELLARIA. Serbest yaşayan yassısolucanlar. *Planaria, Dugesta, Leptoplana*

SINIF TREMATODA. Karaciğerkelebekleri. *Fasciola, Schistosoma, Prosthogonimus*

SINIF CESTODA. Şeritler. *Taenia, Dipylidium, Mesocestindes*

ŞUBE GNATHOSTOMULIDA (100). *Gnathostommula, Haphognathia*

ŞUBE NEMERTEA (ya da Rhynchocoela. Hortumlu solucanlar (650)

SINIF ANOPLA. *Tubulanus, Cerebratulus*

CLASS ENOPLA. *Amphiporus, Prostoma, Malacobdella*

ŞUBE ACANTHOCEPHALA. Dikenlibaşlı solucanlar (500). *Echinorhynchus, Gigantorhynchus*

ŞUBE MESOZOA (50)

SINIF RHOMBOZOA. *Dicyema, Pseudicyema,* Conocyema

SINIF ORTHONECTIDA. *Rhopalura*

ŞUBE ROTIFERA.* Tekerlekli hayvanlar (1,700). *Asplanchna, Hydatina, Rotaria*

ŞUBE GASTROTRICHA* (2,000). *Chaetonotus, Macrodasys*

ŞUBE KINORHYNCHA* (ya da Echinodera) (100). *Echinoderes, Semnoderes*

ŞUBE NEMATA.* Yuvarlaksolucanlar ya da nematotlar (12,000). *Ascaris, Trichinella, Necator, Enterobius, Ancylostoma, Heterodera*

ŞUBE NEMATOMORPHA.* At kılı solucanları (230). *Gordius, Paragordius, Nectonema*

ŞUBE ENTOPROCTA (150). *Urnatella, Loxosoma, Pedicellina*

ŞUBE LORICIFERA (3, yeni keşfedildi ve muhtemelen çok yaygındır)

ŞUBE PRIAPUIDA (8). *Priapulus, Halicriyptus*

ŞUBE BRYOZOA† (ya da Ectoprocta). Yosunhayvanları (4,000)

SINIF GYMNOLAEMATA. *Paludicella, Bugula*

SINIF PHYLACTOLAEMATA. *Plumatella, Pectinatella*

SINIF STENOLAEMATA

ŞUBE PHORONIDA† (10). *Phoronis, Phoronopsis*

ŞUBE BRACHIOPODA.† Kandil kabuklular (300)

SINIF INATRICULATA. *Lingula, Glottidia, Discina*

* Resmi olarak Aschelminthes şubesinin bir sınıfı olarak düşünülür.
† Bryozoa, Phoronida, ve Brachiopoda genellikle loforlu şubeler olarak belirtilir.

SINIF ARTICULATA. *Magellania, Neothyris,* Terebratula

ŞUBE MOLLUSCA. Yumuşakçalar

SINIF CAUDOFOVEATA (70). *Chaetoderma*

SINIF SOLENOGASTRES. Solucanımsı yumuşakçalar (180), *Proneomenia*

SINIF POLYPLACOPHORA. Çitonlar (600). *Chaetopleura, Ischnochiton, Lepidochiton, Amicula*

SINIFMOONPLACOPHORA (8). *Neopilina*

SINIFGASTROPODA. Salyangozlar ve akrabaları (bir valvli yumuşakçalar) (25,000). *Helix, Busycon, Crepidula, Haliotis, Littorina, Doris, Limax*

SINIF SCAPHOPODA. Denizdişleri (350). *Dentalium, Cadulus*

SINIF BIVALVA. Midyeler (7,500). *Mytilus, Ostrea, Pecten, Mercenaria, Teredo, Tagelus, Unio, Anodonta*

SINIF CEPHALOPODA Mürekkepbalıkları, ahtapotlar vs. (600). *Loligo, Octopus, Nautilus*

ŞUBE POGONOPHORA. Sakalsolucanları (100). *Siboglinum, Lamellisabella, Oligobrachia, Polybrachia*

ŞUBE SIPUNCULA (300), *Sipunculus, Phascolosoma, Dendrostomum*

ŞUBE ECHIURA (140)

SINIF ECHIURONIEA. *Echiurus, Ikedella*

SINIF XENOPNEUSTA. *Urechis*

SINIF HETEROMYOTA. *Crisia, Tubulipora*

ŞUBE ANNELIDA. Halkalısolucanlar

SINIF POLYCHAETA (Archiannelida'yı kapsar). Kumkurdu, tüp solucanları vs. (8,000). *Nereis, Chaetopterus, Aphrodite, Diopatra, Arenicola, Hydroides, Sabella.*

SINIF OLİGOCHAETA. Topraksolucanları ve birçok tatlısu halkalısolucanı (3,100). *Tubifex, Enchytraeus, Lumbricus, Dendrobaena*

SINIF HIRUDINOIDEA. sülükler (500). *Trachelobdella, Hirudo, Macrobdella, Haemadipsa*

ŞUBE ONYCHOPHORA (65). *Peripatus, Peripatopsis*

ŞUBE TARDIGRADA. Suayıcıkları (300). *Echiniscus, Macrobiotus*

ŞUBE ARTHROPODA (enaz 2,000,000)

Altşube Trilobita. Yaşayan formu yoktur.

Altşube Chelicerata

SINIF EURYPTERIDA. Yaşayan formu yoktur.

SINIF MEROSTOMATA. Atnalı yengeçleri (4). *Limulus*

SINIF ARACHNIDA. Örümcekler, keneler, , akarlar, akrepler, kamçılı akrepler vs. (55,000; en az 500,000 keşfedilmemiş akar türü olduğu sanılmaktadır.)*Archaearanca, Latrodectus, Argiope, Centrurodis, Chelifer, Mastigoproctus, Phalangium, Ixodes.*

SINIF PYCNOGONIDA. Denizörümcekleri (1,000). *Nymphon, Ascorhynchus*

Altşube Crustacea (26,000). *Homarus, Cancer, Dapnia, Artemia, Cyclops, Balanus, Porcellio*

Altşube Uniramia (ya da Mandibulata)

SINIF CHILOPODA. Yüzayaklılar (2,500). *Scolopendra, Lithobius, Scutigera*

SINIF DIPLOPODA. Binayaklılar (10,000; ayrıca 50,000 türünün var olduğu sanılıyor). *Narceus, Apheloria, Polydesmus, Julus, Glomeris*

SINIF PAUROPODA (500). *Pauropus*

SINIF SYMPHYLA (160). *scutigerella*

SINIF INSECTA. Böcekler (900,000; ayrıca 1,000,000 türünün var olduğu sanılıyor)

TAKIM THYSANURA. Kılkuyruklar, gribalıkçıllar, *Machilis, Lepisma, Thermobia*

TAKIM EPHEMERIDA Birgünsinekleri. *Hexagania, Callibaetis, Ephemerella*

TAKIM ODONOTA. Helikopter böcekleri. *Archilestes, Lestes, Aeshna, Gmophus*

TAKIM ORTHOPTERA. Çekirgeler cırcırböcekleri vs. *Schistocerca, Romalea, Nemobius, megaphasma*

TAKIM PHASMATOPTERA. Yürüyen çalılar, *Phyllium*

TAKIM BLATTARIA. Hamamböcekleri. *Blatta, Periplaneta*

TAKIM MANTODEA. Peygamberdevceleri, *Mantis*

TAKIM GRYLLOBLATTARIA. *Grylloblatta*

TAKIM Isoptera. Beyazkarıncalar. *Reticulitermes, Kalotermes, Zootermopsis, Nasutitermes*

TAKIM DERMAPTERA. Kulağakaçanlar, *Labia, Forficula, Prolabia*

TAKIM EMBIIDINA (ya da Embiaria ya da Embioptera). *Oligotoma, Anisembia, Gynembia*

TAKIM PLECOPTERA. Taşsinekleri. *Isoperla, Taeniopteryx, Capnia, Perla*

TAKIM ZORAPTERA. *zorotypus*

TAKIM PSOCOPTERA. Kitapbitleri. *Ectopsocus, Liposcelis, Trogium*

TAKIM MALLOPHAGA. Çiğneyici bitler, *Cuclotogaster, Menacanthus, Menopon, Trichodectes*

TAKIM ANOPLURA. Emici bitler. *Pediculus, Phthirius, Haematopinus*

TAKIM THYSANOPTERA. Tripsler. *Heliothrips, Frankliniella, Hercotrhips*

TAKIM HEMIPTERA. Yarımkanatlılar. *Belostoma, Lygaeus, Notonecta, Cimex, Lygus, Oncopeltus*

TAKIM HOMOPTERA. Ağustos böcekleri, yaprakbitleri vs. *Magicicada, Circulifer, Psylla, Aphis, Saissetia*

TAKIM NEUROPTERA. Sinirkanatlılar. *Corydalus, Hemerobius, Chrysopa, Mantispa, Agulla*

TAKIM COLEOPTERA. Kınkanatlılar. *Copris, Phyllophaga, Harpalus, Scolytus, Melanotus, Cicindela, Dermestes, Photinus, Coccinella, Tenebria, Anthonomus, Conotrachelus*

TAKIM HYMENOPTERA. Zar kanatlılar, arılar. *Cimbex, Vespa, Glypta, Scolia, Bembix, Formica Bombus, Apis*

TAKIM STREPSIPTERA. Şeritkanatlılar

TAKIM MECOPTERA. Panorpa, Boreus, *Bittacus*

TAKIM SIPHONAPTERA. Pireler. *Pulex, Nosopsyllus, Xenopsylla, Ctenocephalides*

TAKIM DIPTERA. sinekler, sivrisinekler. *Aedes, Asilus, Sarcophaga, Anthomyia, Musca, Chironomus, Tabanus, Tipula, Drosophila*

TAKIM TRICHOPTERA. Evcilli böcekler. *Limnephilus, Rhyacophilia, Hydropsyche*

TAKIM LEPIDOPTERA. Güveler, Kelebekler, *Tinea, Pyrausta, Malacosoma, Sphinx, Samia, Bombyx, Heliothis, Papilio, Lycaena*

Altşube Pentastomida

SINIF PENTASTOMIDA. Parazitler (60)

BÖLÜM DEUTEROSTOMIA

ŞUBE CHAETOGNATHA. Ok solucanları (70). *Sagitta, Spadella*

ŞUBE ECHINODERMATA

Altşube Crinozoa

SINIF CRINOIDEA. Denizlaleleri (630). *Antedon, Ptilocrinus, Commactinia*

Altşube Asterozoa

SINIF STELLEROIDEA. deniz yıldızları (2,600). *Asterias, Ctenodiscus, luidia, Oreaster, Asteronyx, Amphioplus, Ophiothrix, ophioderma, Ophiura*

Altşube Echinozoa

SINIF ECHINOIDEA. Deniz kestaneleri (860). *Cidaris, Arbacia, Stronglycoentrotus, Echinanthus, Echinarachnius, Moira*

SINIF HOLOTHUROIDEA. Deniz hıyarları (900). *Cucumaria, Thyone, Caudina, Synapa*

ŞUBE HEMICHORDATA (90)

SINIF ENTEROPNEUSTA. Palamutbaşlı solucanlar. *Saccoglossus, Balanoglossus, Glossobalanus*

SINIF PTEROBRANCHIA. *Rhabdapleura, Cephalodiscus*

SINIF PLANCTOSPHAEROIDEA

ŞUBE CHORDATA. Kordalılar

Altşube Tunicata (ya da Urochordata). Tunikatlar, tulumlular (2,000)

SINIF ASCIDIACEA. Deniz fıçıları. *Ciona, Clavelina, Molgula, Perophora*

SINIF THALIACEA. *Pyrosoma, Salpa, Doliolum*

SINIF APPENDICULARIA. *Appendicularia, Oikopleura, Fritillaria*

Altşube Cephalochordata. Kafatassızlar, amfioksüzler (30). *Branchiostoma, Asymmetron*

Altşube Vertebrata. Omurgalılar

SINIF AGNATHA. Çenesiz balıklar (50). *Cephalaspis,* Pteraspis.* Petromyzon, Entosphenus, Myxine, Eptatretus*

SINIFACANTHODII. Yaşayan formu yok

SIINF PLACODERMI. Yaşayan form yok

SINIF CHONDRICHTHYES. Kıkırdaklı balıklar, köpek balıklarını ve vatozları içerir. (800). Squalus. Hyporion, Raja, Chimaera

SINIF OSTEICHTHYES. Kemiklibalıklar (18,000)

ALTSINIF SARCOPTERGYGII

TAKIM CERATODIFORMES. Avustralyaakciğerli balıkları

* Soyu tükenmiş

TAKIM LEPIDOSIRENIFORMES. Akciğerlibalıklar. *Protopterus, Lepidosiren*

ALTSINIF ACTINOPTERYGH. Işınlı yüzgeçli balıklar. *Amia, Cyprinus, Gadus, Perca, Salmo*

SINIF AMPHIBIA (3,100)

TAKIM ANURA. Kurbağalar ve kara kurbağaları. *Rana, Hyla, Bufo*

TAKIM CAUDATA (ya da Urodela). Semenderler. *Necturus, Triturus, Plethodon, Ambystoma*

TAKIM GYMOPHIONA (ya da Apoda). *Ichthyophis, Typholnectes*

SINIF REPTILIA (6,500)

TAKIM TESTUDINES. Turtles. *Chelydra, Kinosternon, Clemmys, Terrapene*

TAKIM RHYNCHOCEPHALIA. *Tuatara, Sphenodon*

TAKIM CROCODYLIA. Timsahlar. *Crocodylus, Alligato*

TAKIM LEPIDOSAURIA. Yılanlar ve kertenkeleler, *Iguana, Anolis, Sceloporus, Phrynosoma, Natrix, Elaphe, Coluber, Thammophis, Crotalus*

SINIF AVES. Kuşlar (8,600). *Anas, Larus, Columba, Gallus, Turdus, Dendroica, Sturnus, Passer, Melospiza*

SINIF MAMMALIA. Memeliler (4,100)

ALTSINIF PROTOTHERIA

TAKIM MONOTREMATA. Yumurtlayan memeliler. *Ornithorhynchus, Tachyglossus*

ALTSINIF THERIA. Marsupial ve placental memeliler

TAKIM METATHERIA (ya da Marsupialia). Marsupials. *Didelphis, Sarcophilus, Notorcytes, Macropus*

TAKIM INSECTIVORA. Böcekliler (köstebekler, cüce fareler vs.). *Scalopus, Sorex, Erinaceus*

TAKIM DERMOPTERA. Uçan lemurlar. *Galeopithecus*

TAKIM CHIROPTERA.* Yarasalar, *Myotis, Eptesicus, Desmodus.*

TAKIM PRIMATA. Lemur, maymun, kuyruksuz maymun, insan, *Lemur, Tarsius, Cebus, Macacus, Cynocephalus, Pongo, Pan, Homo*

TAKIM EDENTATA. Dişsiz memeliler, Karınca yiyenler, kemerli hayvanlar, *Bradypus, Myrmmecophagus, Dasypus*

TAKIM PHOLIDOTA. Pullumemelir. *Manis*

TAKIM LAGOMORPHA. Tavşanlar. *Ochotoma, Lepus, Sylvilagus, Oryctolagus*

TAKIM RODENTIA. Kemiriciler. *Sciurus, Marmota, Dipodomys, Microtus, Peromyscus, Rattus, Mus, Erethizon, Castor*

TAKIM ODONTOCETA. Dişli balinalar, yunuslar. *Delpinus, Phorcaena, Monodon*

TAKIM MYSTICETA. Dişsiz balinalar. *Balaena*

TAKIM CARNIVORA. Etçiller, *Canis, Procyon, Ursus, Mustela, Mephitis, Felis, Hyaena, Emmetoptas*

TAKIM TUBULIDENTATA. Düpdişliler. *Orycteropus*

TAKIM PROBOSCIDEA. Filler, hortumlular, *Elephas, Loxodonta*

TAKIM HYRACOIEDEA Tavşan benzeri memeliler. *Procavia*

TAKIM SIRENIA. Denizinekleri. *Trichechus, Halicore*

TAKIM PERISSODACTYLA. Birtoynaklılar. *Equus, Tapirella, Tapirus, Rhinoceros*

TAKIM ARTIODACYLA. Çifttoynaklılar. *Pecari, Sus, Hippopotamus, Camelus, Cervus, Odocoileus, Giraffa, Bison, Ovis, Bos*

* Bazı bilim adamları, yankıyla yer belirleyen yarasalar ve meyve yiyen yarasalar olmak üzere, ayrı takımlara bölmeyi teklif etmektedir.

ALINTILAR

İÇERİK TABLOSU

p. vi (left) © Copyright Boehringer Ingelheim International; (right) Courtesy New York Public Library, Rare Books Division. Arent Collection, Astor, Lenox and Tilden Foundations. **p. viii** (right) Jane Burton/Bruce Coleman, Inc. **p. xi** (left) Courtesy E. S. Ross; (right) Courtesy Irenäus Eibl-Eibesfeldt, Max Planck Institute for Behavioral Physiology. **p. xii** (left) Courtesy Carolina Biological Supply Company; (right) Courtesy Gregory S. Paul. **p. xiv** (left) © Ed Reschke; (right) Photography by L. Nilsson, from L. Nilsson, *Behold Man*, English translation © 1974, Albert Bonniers Förlag, Stockholm, and Little, Brown & Co. (Canada) Ltd. **p. xviii** (left) © Norman Myers/Bruce Coleman, Inc.; (right) © Howard Hall.

1.1 Courtesy NASA. **1.4** California Institute of Technology Archives. **1.5** SCALA/Art Resource, New York. **1.7** The Master and Fellows of Trinity College, Cambridge. **1.8** Courtesy Rare Book Division, The New York Public Library, Astor, Lenox and Tilden Foundations. **1.9** The Royal Society, London. **1.10** Warder Collection. **1.11** Rijksmuseum, Amsterdam. **1.12** Musée D'Orsay, © RMN. **1.13** Neg./Trans no. 32-666-2, Courtesy Department of Library Services, American Museum of Natural History, New York. **1.14** (A) Sovfoto; (B) F. Erize/Bruce Coleman, Inc. **1.15** Library of the Museum of Natural History, Paris. **1.17** The New York Public Library, Astor, Tilden, and Lenox Foundations. **1.18** Leonard Lee Rue III/Bruce Coleman, Inc. **1.19** Photographs by L. Nilsson; from L. Nilsson, *Behold Man*, English translation © 1974, Albert Bonniers Förlag, Stockholm, and Little, Brown and Co. (Canada) Ltd. **1.20** Modified from *The Illustrated Origin of Species*, by Charles Darwin, abridged and introduced by Richard E. Leakey, 1979; courtesy of Hill and Wang, a division of Farrar, Straus & Giroux, Inc. **1.21** By permission to the Syndics of Cambridge University Library. **1.22** Courtesy National Portrait Gallery, London. **1.23** (center) Kenneth W. Fink/Bruce Coleman, Inc.; (other photographs) Courtesy Louise B. Van der Meid. **1.24** Clockwise from left: (archaebacterium) H. W. Jannasch and C. O. Wirsen, *Bio Science*, vol. 29, 1979; copyright © 1979 by the American Institute of Biological Science; (archaezoan) Courtesy E. W. Daniels; (a protist) © M. I. Walker/Science Source—Photo Researchers, Inc.; (fly agaric) © G. R. Roberts; (great egret) © M. P. Kahl, 1972/Photo Researchers, Inc.; (dahlias) Gene Ahrens/Bruce Coleman, Inc.; (kelp) © Jeff Rotman; (a true bacterium) CNRI/Photo Science Library/Photo Researchers, Inc. **1.25** Courtesy Cold Spring Harbor Laboratory Archives Telescope Board, 1981.

KISIM I YAŞAMIN KİMYASAL VE HÜCRESEL TEMELLERİ

(1) Model of DNA © Will and Deni McIntyre/Photo Researchers, Inc.; (2) Mitochondria © Bill Longcore/Photo Researchers, Inc.; (3) Sunflowers © Gene Ahrens/Bruce Coleman, Inc.; (4) Endocytosis in a blood capillary © Secchi-Lecaque/Roussel-UCLAF/CNRI/Science Photo Library.

2.1 Anglo-Australian Telescope Board, . 1981. **2.3** Science VU/Visuals Unlimited. **2.4** R. M. Feenstra and J. A. Stroscio, IBM Watson Res. Ctr., Yorktown Heights. **2.10** © David Newman/Visuals Unlimited (VU). **2.14** © Dwight Kuhn **2.22** © Carl Purcell, 1990. **2.27** Herman Eisenbeiss/Photo Researchers, Inc. **2.28** © Dwight Kuhn, 1986. **2.30** (B) John Shaw/Tom Stack & Associates. **2.31** Spenser Swanger/Tom Stack & Associates.

3.11 (A) Dwight Kuhn © 1980. (B) Courtesy W. Cheng, International Paper Company. **3.13** From R. G. Kessel and R. H. Kardon, *Tissues and Organs: A Text-Atlas of Scanning Electron Microscopy*, W. H. Freeman, San Francisco, copyright © 1979. ***Exploring Further*** p. 65, Courtesy V. Ingram, *Biochimica et Biophysica Acta*, vol. 28: 543, 1958. Copyright © 1958 Elsevier Science Publishers, Amsterdam. **3.23** Adapted by permission from *The Structure and Action of Proteins* by Richard E. Dickerson and Irving Geis, W. A. Benjamin, Inc., Menlo Park, Calif., Publisher; copyright © 1969 by Dickerson and Geis. **3.24** Tony Brain, Science Photo Library. **3.25** Adapted by permission from *The Structure and Action of Proteins* by Richard E. Dickerson and Irving Geis, W. A. Benjamin, Inc., Menlo Park, Calif., Publisher; copyright © 1969 by Dickerson and Geis. **3.26** Adapted by permission from *The Structure and Action of Proteins* by Richard E. Dickerson and Irving Geis, W. A. Benjamin, Inc., Menlo Park, Calif., Publisher; copyright © 1969 by Dickerson and Geis. **3.28** J. Kendrew, Cambridge University. **3.29** Adapted by permission from *The Structure and Action of Proteins* by Richard E. Dickerson and Irving Geis, W. A. Benjamin, Inc., Menlo Park, Calif., Publisher; copyright © 1969 by Dickerson and Geis. **3.37** John E. Swedborg/Bruce Coleman, Inc. **3.47** Modified from A. L. Lehninger, *Biochemistry*, 2nd ed., Worth Publishers, New York, 1975, p. 233. **3.50** © K. Talaro/VU.

4.1 (A) © K. Talaro/Visuals Unlimited. **4.4** Courtesy J. D. Pickett-Heaps, University of Melbourne. **4.5** (D) J. J. Cardamone and B. A. Phillips, University of Pittsburgh. **4.6** Photo courtesy B. Michel/IBM Research Division, Zurich.

From M. Amrein, *Science*, 240:515, 1988. Courtesy American Association for the Advancement of Science (A.A.A.S.). **4.7** Courtesy Jean-Paul Revel, California Institute of Technology. **4.12** © David M. Phillips/Visuals Unlimited. **4.14** The Liposome Company. **4.15** Courtesy J. David Robertson, Duke University. **4.18** Courtesy Daniel Branton, Harvard University. **4.26** (B) Courtesy Dorothy F. Bainton, University of California, San Francisco. **4.27** © R. L. Roberts, R. G. Kessel and H. N. Tung, Freeze Fracture Images of Cells and Tissues, Oxford University Press, 1991. **4.28** (A) J. Ross, J. Olmstead, and J. Rosenbaum, *Tissue and Cell*, vol. 7, 1975. **4.29** M. M. Perry and A. B. Gilbert, *J. Cell Sci.*, vol. 39, 1979, by copyright permission of the Rockefeller University Press. **4.30** N. Hirokawa and J. Heuser, *Cell*, vol. 30, 395–406, 1982. © 1982 by Massachusetts Institute of Technology (MIT). **4.32** (B) V. Herzog, H. Sies, and F. Miller, *J. Cell Biol.*, vol. 70, 1976, by copyright permission of the Rockefeller University Press. **4.33** © Biophoto Associates/Science Source—Photo Researchers, Inc. **4.34** Courtesy Eva Frei and R. D. Preston, University of Leeds. **4.35** (B) H. Latta, W. Johnson, and T. Stanley, *J. Ultrastruct. Res.*, vol. 51, 1975.

5.1 Biophoto Associates/Science Source—Photo Researchers, Inc. **5.2** Courtesy A. H. Sparrow and R. F. Smith, Brookhaven National Laboratory. **5.3** (A) Courtesy Barbara Hamkalo and J. B. Rattner, University of California, Irvine; (B) Courtesy Victoria Foe. **5.5** W. G. Whaley, H. H. Mollenhauer, and J. H. Leech, *Am J. Bot.*, vol. 47, 1960. **5.6** Courtesy Daniel Branton, Harvard University. **5.7** Courtesy K. R. Porter, University of Colorado. **5.9** Micrograph courtesy D. S. Friend, University of California, San Francisco. **5.11** Courtesy D. S. Friend, University of California, San Francisco. **5.13** Courtesy D. S. Friend, University of California, San Francisco. **5.15** Micrograph by S. E. Frederick and E. H. Newcomb, *J. Cell Biol.*, vol. 43, 1969. **5.16** Courtesy D. S. Friend, University of California, San Francisco. **5.17** (top) Micrograph by W. P. Wergin, courtesy E. H. Newcomb, University of Wisconsin; (bottom) M. C. Ledbetter, Photo Researchers, Inc. **5.18** Courtesy M. C. Ledbetter, Brookhaven National Laboratory. **5.21** Courtesy Elias Lazarides, California Institute of Technology. **5.22** Courtesy Susumu Ito, Harvard Medical School. **5.24** (C) Boehringer Ingelheim International; (D) Photograph by C. Lin, courtesy P. Forscher, Yale University. **5.25** (left) H. Kim, L. I. Binder, and J. L. Rosenbaum, *J. Cell Biol.*, vol. 80, 1979, by copyright permission of the Rockefeller University Press; (right) courtesy D. W. Fawcett, Harvard Medical School. **5.28** Photo from A. Ashkin, K. Schütze, J. M. Dziedzic, U. Euteneurt, and M. Schliwa, *Nature*, 348; 1990, pp. 346–48. **5.30** U. Aebi, University of Basel. **5.31** Micrograph from J. Heuser and S. R. Salpeter, *J. Cell Biol.*, vol. 82, 1979, by copyright permission of the Rockefeller University Press. **5.32** M. McGill, D. P. Highfield, T. M. Monahan, and B. R. Brinkley, *J. Ultrastruct Res.*, vol. 57, 1976. **5.33** (A) Courtesy R. W. Linck, Harvard Medical School, and D. T. Woodrum. **5.34** Courtesy E. R. Dirksen, University of California, Los Angeles. **5.35** Micrograph by K. Roberts, John Innes Institute, Norwich, England; from B. Alberts et al., *Molecular Biology of the Cell*, Garland Press, New York, 1983. **5.37** C. J. Brokaw, *Science*, vol. 178, 1972; copyright © 1972 by A.A.A.S. **5.39** Micrograph produced by J. W. Heuser, Washington University School of Medicine, St. Louis. From J. Heuser, et al., *J. Cell Biol.*, 95, p. 800, 1982. Reprinted by copyright permission of Rockefeller University Press. **5.40** (mitochondrion) Courtesy K. R. Porter, University of Colorado; (lysosome) Courtesy A. B. Novikoff, Albert Einstein College of Medicine; (glycocalyx) Courtesy A. Ryter, Institut Pasteur, Paris; (Golgi apparatus) D. W. Fawcett/VU; (centrioles) M.McGill, D.P. Highfield, T. M. Monahan, and B. R. Brinkley, *J. Ultrastruct Res*, vol. 57, 1976; (all other micrographs) Courtesy N. B. Gilula, Baylor College of Medicine. **5.41** (plasmodesma) Courtesy W. G. Whaley, et al., *J. Biophys. Biochem. Cytol.*, (now *J. Cell Biol.*), vol. 5, 1959; by copyright permission of the Rockefeller University Press; (nucleus, chloroplast, leucoplast, endoplasmic reticulum, mitochondrion and Golgi apparatus) Courtesy M. C. Ledbetter, Brookhaven National Laboratory. **5.42** Courtesy A. Ryter, Institut Pasteur, Paris. **5.43** Courtesy J. Griffith, School of Medicine, University of North Carolina, Chapel Hill.

Exploring Further p. 183, Efraim Racker, Cornell University. **6.10** (A) © K. R. Porter, D. W. Fawcett/Visuals Unlimited. (C) Photo by H. Fernández-Morán, courtesy E. Valdivia, University of Wisconsin. From Fernández-Morán, et al., *J. Cell Biol.* 22:63–100, 1964. Reproduced by copyright permission of the Rockefeller University Press.

7.11 (left) Micrograph by W. P. Wergin, courtesy E. H. Newcomb, University of Wisconsin. **7.15** (top left and right) Print Collection, Miriam and Ira D. Wallach Division of Art, Prints and Photographs; (middle left, and bottom left and right) General Research Division; (middle right) Rare books and Manuscripts Division, The New York Public Library Astor, Lenox and Tilden Foundations. **7.17** Courtesy Raymond Chollet, University of Nebraska. **7.20** Courtesy G. R. Roberts.

KISIM II YAŞAMIN SÜREKLİLİĞİ

(3) Human lymphocyte cell © CNRI/Science Photo Library/Photo Researchers, Inc.; (4) TEM of human cancer cells © Dr. Bryan Eyden/Science Photo Library/Photo Researchers, Inc.

8.2 Carolina Biological Supply Company. **8.3** M. McCarty, *Journal of Experimental Medicine*, vol. 79, 1944, 137–58. **8.5** Courtesy Lee D. Simon, Waksman Institute, Rutgers University. **8.12** From J. D. Watson, *The Double Helix*, Atheneum, New York, 1968. © J. D. Watson. Photo courtesy of Cold Spring Harbor Laboratory Archives. **8.13** Courtesy Cold Spring Harbor Laboratory Archives. **8.17** Courtesy A. C. Arnberg, Biochemical Laboratory, State University, Groningen, The Netherlands. **8.18** Redrawn from M. S. Meselson and F. W. Stahl, *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, vol. 44, 1958.

9.2 (B) Jack R. Griffith, University of North Carolina, Chapel Hill. **9.5** Photo by B. Tagawa, courtesy F. Perrin and P. Chambon. From P. Chambon, *Sci. Am.*, 244 (1981): 60–71. Used by permission. **9.7** Jack R. Griffith, University of North Carolina, Chapel Hill. **9.9** Adapted from R. Gupta, J. M. Lanter, and C. R. Woese, *Science*, vol. 221, 1983; copyright © 1983 by A.A.A.S. **9.11** Micrograph from O. L. Miller, Jr., B. A. Hamkalo, and C. A. Thomas, Jr., *Science*, vol. 169, 1970; copyright © 1970 by A.A.A.S. **9.12** Photograph courtesy Nigel Unwin, Stanford University School of Medicine. **9.14** Modified from B. Alberts et al., *Molecular Biology of the Cell*, Garland Press, New York, 1983. **9.15** Photo from M. A. Rould, J. J. Perona, D. Söll, and T. A. Steitz, *Science*, 246, 1989. Copyright © 1989 by A.A.A.S. **9.17** M. R. Hanson et al., *Mol. Gen. Genet.*, vol. 132, 1974. **9.19** Courtesy Bruce N. Ames, University of California, Berkeley.

10.1 (A,C) Jack R. Griffith, University of North Carolina, Chapel Hill; (B) Courtesy S. N. Cohen, Stanford University. **10.2** Courtesy L. G. Caro, University of Geneva, and R. Curtiss, University of Alabama. ***Exploring Further*** p. 278, Photo courtesy of Lark Sequencing. **10.13** John D. Cunningham/VU.

11.1 (A,B) Cold Spring Harbor Laboratory Archives. **11.2** (D) J. Griffith. **11.5** (F) Micrograph by W. Engler, courtesy of G. F. Bahr, *Fed. Proc., Fed. Am. Soc. Exp. Biol.*, vol. 34, 1975. **11.6** Courtesy Steven Henikoff, Fred Hutchinson Cancer Research Center, Seattle, Washington. **11.8** Photo courtesy J. G. Gall, Carnegie Institution, reproduced from M. B. Roth and J. G. Gall, *J. Cell Biol.*, 105, 1047–1054 (1987). Copyright © 1987 by Rockefeller University Press. **11.9** Michael Ashburner, Cambridge University. **11.11** Photograph courtesy O. L. Miller, Jr., and B. R. Beatty, *J. Cell Physiol.*, vol. 74, 1969. **11.13** Courtesy Gunter Albrecht-Buehler, Cold Spring Harbor Laboratory, and Frank Solomon, Massachusetts Institute of Technology. **11.14** K. Porter, G. Fonte, and Weiss, *Cancer Res.*, vol. 34, 1974. **11.16** Curve for retinablastoma based on data from H. W. Hethcote and A. G. Knudson, *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, vol. 75, 1978; curves for prostate and skin cancer based on data from Japanese Cancer Association, *Cancer Mortality and Morbidity Statistics*, Japanese Scientific Press, Tokyo, 1981.

12.2 Courtesy R.G.E. Murray, University of Western Ontario. **12.3** M. P. Marsden and U. K. Laemmli; *Cell*, 17:849–58, 1979, used by permission of MIT Press, Cambridge, Mass. **12.4** Courtesy M. W. Shaw, University of Michigan, Ann Arbor. **12.6** Courtesy A. S. Bajer, University of Oregon. **12.10** Courtesy A. S. Bajer, University of Oregon. **12.11** Modified from B. Alberts et al., *Molecular Biology of the Cell*, Garland Press, New York, 1983. **12.12** From M. S. Fuller, *Mycologia*, vol. 60, 1968. **12.13** From H. W. Beams and R. G. Kessel, *Am. Sci.*, vol. 64, 1976; reprinted by permission of American Scientist, *Journal of Sigma Xi*, the Scientific Research Society. **12.15** Courtesy A. S. Bajer, University of Oregon. **12.16** From W. G. Whaley et al., *Am. J. Bot.*, vol. 47, 1960. **12.18** From D. von Wettstein, *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, vol. 68, 1971. **12.20** Courtesy James Kezer, University of Oregon. **12.23** Courtesy A. S. Bajer, University of Oregon. **12.28** Ed Reschke. **12.30** Photograph by L. Nilsson, from L. Nilsson, *Behold Man*, Eng-

lish translation © 1974, Albert Bonniers Förlag, Stockholm, and Little, Brown and Co. (Canada) Ltd.

13.1 Micrograph by P. Sundstrom, Gamma-Liaison. **13.2** (F) D. M. Phillips, *J. Ultrastruct Res*, 72:1–12. 1980. By permission of Academic Press, Inc., Orlando. **13.7** Courtesy R. G. Kessel and C. Y. Shih, *Scanning Electron Microscopy in Biology*, Springer-Verlag, New York, 1974. **13.10** Oxford Scientific Films. **13.11** Photographs by L. Nilsson; from L. Nilsson, *Behold Man*, English translation © 1974, Albert Bonniers Förlag, Stockholm, and Little, Brown and Co. (Canada) Ltd. **13.13** Redrawn from G. J. Romanes, *Darwin and After Darwin*, Open Court Publishing Co., 1901. **13.14** Redrawn from D'A. W. Thompson, *On Growth and Form*, Cambridge, The University Press, 1942 (from G. Backman, after Stefanowska). **13.15** Redrawn from D'A. W. Thompson, *On Growth and Form*, Cambridge, The University Press, 1942, (after W. Ostwald). **13.16** Modified from V. B. Wigglesworth, *The Principles of Insect Physiology*, Methuen, 1947. **13.17** Redrawn from D'A. W. Thompson, *On Growth and Form*, Cambridge, The University Press, 1942 (from Quetelet's data). **13.19** (A–C,H) Photographs by D. Overcash, (D) photograph by L. West; (E–G) Photographs by E. R. Degginger/Bruce Coleman, Inc.

14.5 (B) Courtesy Douglas Melton, Harvard University. **14.6** From I. Mann, *The Development of the Human Eye*, copyright © 1964 by Grune and Stratton, New York. **14.7** From W. Krommenhoek, J. Sebus, and G. J. van Esch, *Biological Structures*, copyright © 1979 by L.C.G. Malmberg B. V., The Netherlands. **14.12** (B) Carolina Biological Supply Company. **14.15** (A,B) E. B. Lewis, California Institute of Technology, Pasadena. **14.16** Photograph by K. W. Tosney, as printed in N. K. Wessels, *Tissue Interactions and Development*, copyright © 1977 by Benjamin-Cummings, Menlo Park, California. **14.17** Photographs courtesy Dennis Summerbell, National Institute for Medical Research, London. **14.18** (D) Gregor Eichele, Baylor College of Medicine. **14.19** Adapted from M. Singer, *Sci. Am.*, October 1958, copyright © 1958 by Scientific American, Inc. All rights reserved. **14.21** Micrograph by Corey S. Goodman; from Corey S. Goodman and Michael J. Bastiani, *Sci. Am.*, December 1984, copyright © 1984 by Scientific American, Inc. All rights reserved. **14.23** Modified from J. E. Sulston and H. R. Horvitz, *Dev. Biol.*, vol. 56, 1977 copyright © 1977 by Academic Press, New York.

15.3 Photo from R. G. Kessel and R. H. Kardon, *Tissues and Organs: A Text-Atlas of Scanning Electron Microscopy*, © W.H. Freeman and Company, San Francisco, California, 1970. **15.4** Photo courtesy Peter Marks and Fredrick Maxfield, from P. Marks and F. R. Maxfield, *J. Cell Biol.*, 110:43–52 (1990). Reprinted by copyright permission of Rockefeller University Press. **15.5** (B) Computer graphic modelling and photography by A. J. Olson, The Scripps Research Institute. Copyright © 1992. **15.17** Reproduced from D. Lawson, C. Fewtrell, B. Gomperts, and M. Raff, *Journal of Experimental Medicine*, 142:391–402, 1975. Used by copyright permission of Rockefeller University Press. **15.19** Courtesy Center for Disease Control, Atlanta. ***Exploring Further*** p. 412, Courtesy Steven T. Brentano.

16.5 Jane Burton/Bruce Coleman, Inc. **16.9** Courtesy Ralph Somes, University of Connecticut. **16.11** Modified from Francisco H. Ayala and John A. Kiger, Jr., *Modern Genetics*, Benjamin-Cummings, Menlo Park, California, 1980. **16.14** Courtesy S. B. Moore. **16.15** Modified from A. M. Winchester, *Genetics*, 5th ed., Houghton Mifflin, Boston, 1977. **16.16** Larry LeFever/Grant Heilman Photography, Inc. **16.17** Courtesy Marion I. Barnhart, Wayne State University Medical School, Detroit, Michigan. **16.20** Courtesy M. L. Barr, *Can. Cancer Conf.*, vol. 2, Academic Press, New York, 1957. **16.21** H. Chaumeton/Nature. **16.22** K. R. Dronamraju, in E. J. Gardner, *Principles of Genetics*, copyright © 1975 by John Wiley & Sons, Inc.; reprinted with their permission. **16.25** Modified from *Biological Science: An Ecological Approach*, 4th ed., Houghton Mifflin, Boston, 1982. Used by permission. **16.27** E. J. Bingham, University of Wisconsin, Madison.

KISIM III EVRİMSEL BİYOLOJİ

(1) Courtesy Norbert Wu; (2) Peacock © Michael Giannechini, Photo Researchers, Inc; (3) Hawaiian honeycreepers drawing courtesy H. Douglas Pratt; (4) Beetles courtesy Bob Natalini.

17.2 (A,B) Courtesy J. L. Gould; (C) M. L. Estey, Photo Researchers, Inc. ***Exploring Further*** p. 451 (Fig. 2) © Kim Taylor/Bruce Coleman, Inc. **17.3** (A) George Holton, Photo Researchers, Inc.; (B) Masud Quraishy/Bruce Coleman, Inc. **17.4** A. J. Ribbink, *S. Afr. J. Zool.*, vol. 18, 1985. **17.5** (A,B) Hans Reinhard/Bruce Coleman, Inc. **17.10** Data from C. M. Woodworth et al., *Agron, J.*, vol. 44, 1952. **17.12** Hans Reinhard/Bruce Coleman, Inc. **17.14** (A,B) E. Greene, *Science*, vol. 243: 643–46, 1989. Copyright © A.A.A.S. **17.15** Stouffer Productions/Animals Animals. **17.16** John Wightman, Ardea London Ltd. **17.17** Adapted by permission from *The Structure and Action of Proteins* by Richard E. Dickerson and Irving Geis, W. A. Benjamin, Inc., Menlo Park, California, Publisher; copyright © 1969 by Dickerson and Geis. **17.19** (A) Colin Beer, Rutgers University, Newark; (B) Courtesy John Sparks, BBC (Natural History). **17.20** (A) Courtesy E. S. Ross; (B) Courtesy M. Morcombe; (C) © Michael Fogden/Bruce Coleman, Inc.; (D) Courtesy D. J. Howell, Purdue University. **17.22** Courtesy Ken N. Paige, Northern Arizona University. **17.23** Derek Washington/Bruce Coleman, Inc. **17.24** (left) Oxford Scientific Films/Bruce Coleman, Inc. **17.25** (top) Courtesy Jeff Rotman; (bottom) Jane Burton/Bruce Coleman, Inc. **17.26** (Top) David Overcash/Bruce Coleman, Inc.; (Bottom) John Shaw/Bruce Coleman, Inc. **17.27** (left) Peter Ward/Bruce Coleman, Inc. **17.28** Jane Burton/Bruce Coleman, Inc. **17.29** Courtesy E. S. Ross. **17.30** Breck P. Kent, Animals Animals. **17.31** Courtesy E. R. Degginger. **17.32** (A) James L. Castner, University of Florida; (B) Courtesy E. S. Ross; (C) David B. Grobecker, Pacific Ocean Research Foundation, Kailu-Kona. **17.33** (top) D. Overcash; (bottom) J. Shaw/Bruce Coleman, Inc. **17.34** Courtesy Douglas Faulkner. **17.35** (A) © Steinhardt Aquarium, Tom McHugh/Photo Researchers; (B) © Joe McDonald/Bruce Coleman, Inc. **17.36** R. P. Carr/Bruce Coleman, Inc. **17.37** Tr. #3058, courtesy Department Library Services, American Museum of Natural History, from H. Kutter, *Neujahrsblatt herausgegeben von der Naturforschenden Gesellschaft in Zurich*, vol 171, 1969.

18.1 Irv Kornfield and Jeffrey N. Taylor, *Proc. Biol. Soc. Washington*, vol. 96, 1983. **18.2** (A) Modified from W. Auffenberg, *Tulane Stud. Zool. Bot.*, vol. 2, 1955; (B,D) Grant Heilman Photography; (C) modified from R. E. Woodson, *Ann. Mo. Bot. Gard.*, vol. 34, 1947. **18.3** Modified from J. Clausen et al., *Carnegie Inst. Washington Publ.*, no. 581, 1958. **18.4** (above) Lynn M. Stone; (below) Joseph Van Wormer/Bruce Coleman, Inc. **18.5** Redrawn from W. Auffenberg, *Tulane Stud. Zool. Bot.*, vol. 2, 1955. **18.6** Pat and Tom Leeson, Photo Researchers, Inc. **18.8** Modified from B. Wallace and A. M. Srb, *Adaptation*, copyright © 1964 by permission of Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, New Jersey. **18.9** J. Shaw/Bruce Coleman, Inc. **18.10** Courtesy E. S. Ross. **18.11** Courtesy T. K. Wood, University of Delaware. **18.13** Modified from D. Lack, *Darwin's Finches*, Cambridge, The University Press, 1947. **18.15** Drawing courtesy Sophie Webb. **18.16** From D. Lack, *Darwin's Finches*, Cambridge, The University Press, 1947. **18.17** Courtesy Irenäus Eibl-Eibesfeldt, Max Planck Institute for Behavioral Physiology. **18.18** Drawing courtesy H. Douglas Pratt. **18.19** Modified from G. F. Gause, *Science*, vol. 79, 1934; copyright © 1934 by A.A.A.S. **18.21** Illustrations by Marianne Collins are reproduced from *Wonderful Life: The Burgess Shale and the Nature of History*, by Stephen Jay Gould, with permission of W. W. Norton & Company, Inc.; copyright © 1989 Stephen Jay Gould. **18.22** Jane Burton/Bruce Coleman, Inc. **18.23** Redrawn from D. Lack, *Darwin's Finches*, Cambridge, The University Press, 1947. **18.26** (A) Chicago Zoological Park; photograph by Tom McHugh, Photo Researchers, Inc.; (B,C) Courtesy M. Morcombe; (D) Jack Fields, Photo Researchers, Inc.

KISIM IV CANLILIĞIN OLUŞUMU VE ÇEŞİTLENMESİ

(1) © William E. Ferguson; (2) © William E. Ferguson; (3) © David Scharf Peter Arnold, Inc.; (4) © Jane Burton/Bruce Coleman, Inc.

19.1 Photographs courtesy NASA. **19.2** Courtesy D. W. Deamer, University of California, Davis. **19.3** Modified from R. E. Dickerson, *Sci. Am.*, September 1978; copyright © 1978 by Scientific American, Inc.; all rights reserved. **19.4** Courtesy Sigurgeir Jónasson. **19.6** Courtesy Sidney W. Fox, University of Miami, and Steven Brooke Studios, Coral Gables, Florida. **19.9** (A) TASS/Sovfoto; (B) courtesy of NASA; (C) Michael H. Carr, U. S. D. I. Branch of Astrogeology; (D) courtesy of NASA. **19.10** Courtesy J. W. Schopf, University of California, Los Angeles. **19.11** G. R. Roberts. **19.12** (A) Courtesy R. E. Lee, University of the Witwatersrand; (B) MMJP Plant Res. Lab., East Lansing. **19.13** D. A. Stetler and W. M. Laetsch, *Am. J. Bot*, vol. 56, 1969. **19.14** W. J. Larsen, *J. Cell Biol.*, vol. 47, 1970, by copyright permission

of the Rockefeller University Press. **19.15** Courtesy I. B. Dawid, National Institutes of Health, Bethesda, Maryland, and D. R. Wolstenholme, University of Utah. **19.16** Modified from *Five Kingdoms* by Lynn Margulis and Karlene V. Schwartz, W. H. Freeman, New York; copyright © 1982. **19.19** (A, C) Courtesy E. V. Gravé; (B) courtesy of E. B. Daniels, from K. W. Jeon (ed.) *The Biology of Amoeba*, 1973, Academic Press, Orlando.

20.1 (A) Courtesy R. C. Williams, University of California, Berkeley; (B) courtesy M. Wurtz, University of Basel; (C) courtesy M. Gomersall, McGill University. **20.3** (bottom) From K. Corbett, *Virology*, vol. 22, 1964; reprinted by permission of Academic Press, Inc., New York. **20.4** Photo courtesy T. O. Diener, U. S. Department of Agriculture. **20.5** From T. O. Diener, *Am Sci.*, vol. 71, 1983. **20.8** (left) Courtesy David Scharf/Peter Arnold, Inc.; (right) Center for Disease Control, Atlanta, Georgia. **20.9** Turtox/Cambosco, Macmillan Science Co., Inc. **20.10** Courtesy Z. Skobe, Forsyth Dental Center/BPS. **20.11** Courtesy M. Gomersall, McGill University. **20.12** S. Kimoto and J. C. Russ, *Am. Sci.*, vol. 57, 1969. **20.14** G. B. Chapman, *J. Bacteriol.*, vol. 71, 1956. **20.15** Photograph by Ginny Fonte, from H. C. Berg, *Sci. Am.*, August 1975; copyright © 1975 by Scientific American, Inc.; all rights reserved. **20.16** From R. C. Johnson, M. P. Walsh, B. Ely, and L. Shapiro, *J. Bacteriol.*, vol. 138, 1979. **20.17** Courtesy W. Burgdorfer, S. F. Hayes, and D. Corwin, Rocky Mountain Laboratories. **20.18** Courtesy David Chase, Veterans Hospital, Sepulveda, California. **20.19** Courtesy Jack Griffith, University of North Carolina. **20.20** H. Reichenbach, Gesellschaft für Biotechnologische Forschung, mbH. **20.21** Courtesy Elliot Scientific Corp. **20.22** Courtesy Elliot Scientific Corp. **20.23** (A, B, C) T. E. Adams/Bruce Coleman, Inc. **20.24** Courtesy R. Malcolm Brown, Jr., University of Texas. **20.25** VU/© S. Thompson/Visuals Unlimited. **20.26** Courtesy Zell A. McGee and E. N. Robinson, Jr., University of Utah. **20.27** Photograph by Walther Stoeckenius, courtesy Carl Woese, University of Illinois. **20.28** From W. J. Jones, J. A. Leigh, F. Mayer, C. R. Woese, and R. S. Wolfe, *Arch. Microbiol.*, vol. 136, 1983; copyright © 1983 by Springer-Verlag. **20.29** H. W. Jannasch and C. O. Wirsen, *BioScience*, vol. 29, 1979; copyright © 1979 by the American Institute of Biological Sciences.

21.1 Photograph courtesy E. W. Daniels; art modified from K. W. Jeon (ed.), *The Biology of the Amoeba*, 1973, Academic Press, Orlando. **21.2** J. M. Jensen and S. R. Wellings, *J. Protozool.*, 19(2), 1972. **21.5** Courtesy of E. V. Gravé. **21.6** Photograph courtesy Ed Reschke. **21.7** Courtesy E. V. Gravé. **21.8** Courtesy E. V. Gravé. **21.9** Oxford Scientific Films/Bruce Coleman, Inc. **21.10** Courtesy E. V. Gravé. **21.12** (A) Courtesy E. V. Gravé; (B) H. Chaumeton/Nature; (C) Roman Vishniac Archives at the International Center of Photography New York. **21.13** Courtesy Thomas Eisner, Cornell University. **21.14** Manfred Kage/Peter Arnold, Inc. **21.17** Ray Simons/Photo Researchers, Inc. **21.20** (A, B) Courtesy K. B. Raper, *Proc. Am. Philos. Soc.*, vol. 104, 1960; (C–F) Carolina Biological Supply Company. **21.21** Photograph courtesy E. V. Gravé. **21.22** Courtesy E. V. Gravé.

22.2 B. S. C. Leadbeater, University of Birmingham. **22.4** Turtox/Cambosco, Macmillan Science Co., Inc. **22.5** E. R. Degginger/Bruce Coleman, Inc. **22.6** H. Chaumeton/Nature. **22.7** Anne Wertheim/Bruce Coleman, Inc. **22.8** Courtesy Douglas Faulkner. **22.10** (right) R. P. Carr/Bruce Coleman, Inc. **22.13** H. Chaumeton/Nature. **22.16** F. Sauer/Nature. **22.17** Courtesy Ed Reschke. **22.18** Roman Vishniac Archives at the International Center of Photography New York. **22.19** Courtesy Roman Vishniac. **22.21** Roman Vishniac Archives at the International Center of Photography New York. **22.26** E. R. Degginger/Bruce Coleman, Inc. **22.29** Modified from H. J. Fuller and O. Tippo, *College Botany*, Holt, Rinehart & Winston, Inc., New York, 1954. **22.31** Jane Burton/Bruce Coleman, Inc. **22.32** (A–C) From G. Shih and R. Kessel, *Living Images: Biological Microstructures Revealed by Scanning Electron Microscopy.* © 1982 by Science Books International; (D) Stephen Dalton/Photo Researchers, Inc. **22.33** Adrian Davies/Bruce Coleman, Inc. **22.35** Adrian Davies/Bruce Coleman, Inc. **22.37** Courtesy E. R. Degginger. **22.39** Portion of group in Carnegie Museum, Pittsburgh; used by permission. **22.40** Courtesy Field Museum of Natural History, Chicago. **22.41** Courtesy E. S. Ross. **22.42** John Shaw/Bruce Coleman, Inc. **22.43** Courtesy G. R. Roberts. **22.44** Ray Simons/Photo Researchers, Inc. **22.45** Modified from H. J. Fuller and O. Tippo, *College Botany*, Holt, Rinehart & Winston, Inc., New York, 1954. **22.48** Ed Reschke/Peter Arnold, Inc. **22.49** Courtesy Thomas Eisner, Cornell University. **22.50** Courtesy Nels R. Lersten, Iowa State University. **22.51** (left) Courtesy Victor B. Eichler; (right) courtesy Thomas Eisner, Cornell University. **22.54** Redrawn from H. N. Andrews, *Science*, vol. 142, 1963; copyright © 1963 by AAAS. **22.55** Courtesy E. S. Ross. **22.56** Roman Vishniac Archives at the International Center of Photography, New York. **22.57** From W. Krommenhoek, J. Sebus, and G. J. van Esch, *Biological Structures*, copyright © 1979 by L. C. G. Malmberg B. V., The Netherlands. **22.58** (A, B) Courtesy Thomas Eisner, Cornell University; (C) courtesy E. S. Ross. **22.59** Modified from H. J. Fuller and O. Tippo, *College Botany*, Holt, Rinehart & Winston, Inc., New York, 1954. **22.63** Courtesy E. R. Degginger. **22.65** Courtesy E. S. Ross. **22.67** (right) Jane Burton, and (left) R. P. Carr/Bruce Coleman, Inc. **22.68** Modified from H. J. Fuller and O. Tippo, *College Botany*, Holt, Rinehart & Winston, Inc., New York, 1954.

23.1 Courtesy Pfizer Inc. **23.3** Photograph W. H. Amos/Bruce Coleman, Inc. **23.5** M. P. L. Fogden/Bruce Coleman, Inc. **23.6** From L. W. Sharp, *Fundamentals of Cytology*, McGraw-Hill Book Co., New York, copyright © 1943; used by permission. **23.9** (A) Jane Burton/Bruce Coleman Inc; (B) L. West/Bruce Coleman, Inc.; (C, D) V. Ahmadjian and J. B. Jacobs, *Nature*, vol. 289, 1981 © 1981, Macmillan Journals Ltd. **23.10** (left) Masana Izawa and (right) Satoshi Kuribyashi/Nature Production, Tokyo. **23.11** From L. W. Sharp, *Fundamentals of Cytology*, McGraw-Hill Book Co., New York, copyright © 1943; used by permission.

24.1 Courtesy Jeff Rotman. **24.4** Oxford Scientific Films. **24.5** H. Chaumeton/Nature. **24.8** Carolina Biological Supply Company. **24.11** R. N. Mariscal/Bruce Coleman, Inc. **24.12** Courtesy Howard Hall. **24.16** After K. G. Grell, University of Tübingen (1974). **24.17** Courtesy K. G. Grell, University of Tübingen. **24.19** After K. G. Grell, University of Tübingen. **24.21** H. Chaumeton/Nature. **24.26** CNRI/Science Photo Library–Photo Researchers, Inc. **24.28** (left) Courtesy Ed Rescke; (right) H. Chaumeton/Nature. **24.29** H. Chaumeton/Nature. **24.33** Based on a phylogenetic tree drawn by R. P. Higgins. **24.35** Adapted from *Life* by W. K. Purves and G. H. Orians, Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts; copyright © 1983. **24.36** Courtesy T. E. Adams. **24.38** H. Chaumeton/Nature. **24.39** H. Chaumeton/Nature. **24.41** Fred Bavendam/Peter Arnold, Inc. **24.42** Oxford Scientific Films. **24.44** H. Chaumeton/Nature. **24.45** (left) H. Chaumeton/Nature; (right) Rod Borland/Bruce Coleman, Inc. **24.46** Based in part on drawings by Louise G. Kingsbury. **24.47** F. Sauer/Nature. **24.48** H. Chaumeton/Nature. **24.49** Modified from W. Stempell, *Zoologie im Grundriss*, Borntraeger, 1926. **24.50** H. Chaumeton/Nature. **24.52** Photograph courtesy J. R. Pawlik, University of North Carolina, Wilmington. **24.53** E. R. Degginger/Bruce Coleman, Inc. **24.54** Oxford Scientific Films. **24.55** Courtesy E. S. Ross. **24.56** Jane Burton/Bruce Coleman, Inc. **24.58** Courtesy Ed Reschke. **24.59** © Gunter Ziesler/Peter Arnold, Inc. **24.60** E. R. Degginger/Bruce Coleman, Inc. **24.61** H. Chaumeton/Nature. **24.62** (top) H. Chaumeton/Nature; (bottom) Hans Reinhard/Bruce Coleman, Inc. **24.63** (A, D) H. Chaumeton/Nature; (B) Kim Taylor/Bruce Coleman, Inc.; (C) G. R. Roberts. **24.64** Oxford Scientific Films. **24.65** Courtesy G. R. Roberts. **24.66** A. Cosmos Blank, National Audubon Society/Photo Researchers, Inc. **24.68** Modified from T. I. Storer and R. L. Usinger, *General Zoology*, McGraw-Hill Book Co., New York, copyright © 1957; used by permission. **24.69** Courtesy Stephen Dalton/NHPA. **24.73** Modified from L. H. Hyman, *The Invertebrates*, McGraw-Hill Book Co., New York, copyright © 1955; used by permission. **24.74** (left) Robert Dunne, and (right) Charlie Ott/Photo Researchers, Inc. **24.75** © Andrew J. Martinez/Photo Researchers, Inc. **24.76** A. Kerstitch, Sea of Cortez Enterprises. **24.77** Courtesy Smithsonian Institution, photo #62419. **24.78** H. Chaumeton/Nature.

25.1 Photograph by Bill Wood/Bruce Coleman, Inc. **25.3** Photograph by H. Chaumeton/Nature. **25.4** Courtesy Ed Reschke. **25.6** Courtesy Ed Reschke. **25.7** Courtesy Ed Reschke. **25.8** (left) D. Claugher, by courtesy of the Trustees, The British Museum (Natural History); (left) courtesy Jerome Gross, Massachusetts General Hospital. **25.10** (right) Ed Reschke/Peter Arnold, Inc.; (left) Manfred P. Kage/Peter Arnold, Inc. **25.12** Photograph courtesy Ed Reschke. **25.14** Courtesy Heather Angel, Biofotos. **25.16** Modified from A. S. Romer, *The Vertebrate Body*, W. B. Saunders, 1949. **25.17** Chip Clark, courtesy Field Museum of Natural History, GEO 84533, Chicago. **25.18** Courtesy Howard Hall. **25.19** Courtesy The Royal Society, London. **25.20** Photograph by Chip Clark, courtesy National Museum of Natural History, Washington, D.C. **25.21** (left) S. C. Bisserot, and (right) Hans Reinhard/Bruce Coleman, Inc. **25.22** Courtesy E. S. Ross. **25.23** Hans Pfletschinger/Peter Arnold, Inc. **25.24** (A) G. R. Roberts; (B) Ferrero/Nature; (C,

D) Hans Reinhard/Bruce Coleman, Inc.; (E) John Moss/Photo Researchers, Inc. **25.26** From a mural by Maidi Wiebe, courtesy Field Museum of Natural History, Chicago. **25.27** (top) Royal Tyrrell Museum, Alberta Culture and Multiculturalism; (bottom) © Gregory S. Paul. **25.28** © Gregory S. Paul. **25.29** © Gregory S. Paul. **25.30** (B, C) Tektile glass from Mimbral, Mexico, courtesy Stanley V. Margolis, University of California, Davis. **25.31** Courtesy D. G. Allen. **25.32** Warren Garst/Tom Stack Associates. **25.33** Courtesy Australian Information Service. **25.34** Courtesy American Museum of Natural History. **25.35** Grospas/Nature. **25.37** M. P. L. Fogden/Bruce Coleman, Inc. **25.38** (left) Jan Lindblad/Photo Researchers, Inc.; (right) Peter Jackson/Bruce Coleman, Inc. **25.39** Jack Dermid/Bruce Coleman, Inc. **25.40** Monkey Jungle, Miami, Florida, R. P. Fontaine/Photo Researchers, Inc. **25.41** Brian Parker/Tom Stack and Associates. **25.42** Baron Hugo van Lawick, copyright © National Geographic Society. **25.45** From R. E. Leakey and R. Lewin, *Origins*, Dutton, New York, 1977; reproduced by permission of Rainbird Publishing Group. **25.46** Margo Crabtree, courtesy AAAS, used by permission of (A) University of the Witwatersrand Medical School, and (B–D) the National Museum of Kenya, Nairobi. **25.47** Neg. #333242, Courtesy Department of Library Services, American Museum of Natural History. **25.49** David Brill, © 1985 National Geographic Society; photographed at the Institut du Quarternaire, Université de Bordeaux, Talence, France.

KISIM V ORGANİZMALARIN BİYOLOJİSİ

(1) Carolina Biological Supply Company; (2) M. P. L. Fogden/Bruce Coleman, Inc.; (3) Courtesy Dr. D. W. Tank, AT&T Bell Laboratories; (4) Courtesy Philip Green.

26.4 G. R. Roberts. **26.5** Courtesy Ed Reschke. **26.8** Carolina Biological Supply Company. **26.12** Breck P. Kent/Earth Scenes. **26.13** U. N. Food and Agricultural Organization. **26.14** (A) Courtesy Hans W. Paerl, University of North Carolina; (B) Hans W. Paerl and Kathleen K. Gallucci, *Science*, vol. 227, 1985; copyright © 1985 by AAAS. **26.15** Courtesy E. R. Degginger. **26.16** (left) Oxford Scientific Films; (right) D. Lyons/Bruce Coleman, Inc. **26.17** Courtesy E. R. Degginger.

27.1 E. S. Ross. **27.2** Courtesy R. Farquharson, UNICEF. **27.4** From the *Vitamin Manual*, courtesy The Upjohn Company. **27.5** From the *Vitamin Manual*, courtesy The Upjohn Company. **27.7** (A–C) David Pramer, *Science*, vol. 144, 1964; copyright © 1964 by AAAS; (D) Courtesy G. Barron and N. Allin, University of Guelph. **27.8** Courtesy K. G. Grell, University of Tübingen. **27.12** Modified from W. D. Russell-Hunter, *A Biology of Lower Invertebrates*, Macmillan Publishing Co., New York, 1968. **27.13** Photograph courtesy E. V. Gravé. **27.14** Oxford Scientific Films/Bruce Coleman, Inc. **27.15** Turtox/Cambosco, Macmillan Science Co., Inc. **27.17** (A) Courtesy Howard Hall; (B) courtesy Thomas Eisner; (C) courtesy William A. Watkins. **27.20** Adapted from an original painting by Frank H. Netter, M.D., from *The CIBA Collection of Medical Illustrations*, copyright © 1959 by CIBA Pharmaceutical Company, division of CIBA-GEIGY Corp. **27.25** Adapted from Norman Kretckmer, *Sci. Am.*, October 1972; copyright © 1972 by Scientific American Inc.; all rights reserved. **27.26** From Warren Andrew, *Textbook of Comparative Histology*, Oxford, The University Press, 1959. **27.27** (top) Courtesy Susumu Ito, Harvard Medical School. **27.30** E. and P. Bauer, Wildstock.

28.3 Courtesy Thomas Eisner, Cornell University. **28.4** Courtesy J. H. Troughton, Department of Scientific and Industrial Research, Wellington, New Zealand. **28.6** Courtesy J. H. Troughton, Department of Scientific and Industrial Research, Wellington, New Zealand. **28.8** (top) Courtesy Thomas Eisner, Cornell University; (bottom) G. R. Roberts. **28.10** Modified from Ralph Buchsbaum, *Animals Without Backbones*, by permission of the University of Chicago Press, copyright © 1948 by the University of Chicago. **28.12** Courtesy J. H. Carmichael, Jr. **28.16** © F. Sauer/Nature. **28.17** Bob Gossington/Bruce Coleman, Inc. **28.18** Photograph from R. G. Kessel and R. H. Kardon, *Tissues and Organs: A Text-Atlas of Scanning Electron Microscopy*, © W. H. Freeman and Company, 1979. **28.23** Courtesy H-R. Duncker, Justus Liebig University, Geissen, Germany. **28.25** Modified from R. Margaria et al., *J. Appl. Physiol.*, vol. 18, 1963. **28.26** Roman Vishniaç Archives at the International Center of Photography, New York. **28.28** (left) Photograph by D. Claugher, by courtesy of the Trustees, The British Museum (Natural History); (right) from Warren Andrew, *Textbook of Comparative Histology*, Oxford, The University Press, 1959. **28.29** Kim Taylor/Bruce Coleman, Inc.

29.3 Photograph courtesy Thomas Eisner, Cornell University. **29.4** Courtesy Nels R. Lersten, Iowa State University. **29.5** Courtesy Ed Reschke. **29.7** Photograph courtesy Ed Reschke. **29.9** B. Bracegirdle; from W. Krommenhoek, J. Sebus, and G. J. van Esch, *Biological Structures*, copyright © 1979 by L. C. G. Malmberg B. V., The Netherlands. **29.10** Courtesy Thomas Eisner, Cornell University. **29.11** Modified from V. A. Greulach and J. E. Adams, *Plants: An Introduction to Modern Botany*, Wiley, New York, 1962. **29.14** (A) Courtesy J. H. Troughton, Department of Scientific and Industrial Research, Wellington, New Zealand; (B, C) courtesy B. G. Butterfield, Canterbury University, and B. A. Meylan, Department of Scientific and Industrial Research, Wellington, New Zealand. **29.15** Courtesy Thomas Eisner, Cornell University. **29.16** Courtesy Thomas Eisner, Cornell University. **29.19** Laura Riley/Bruce Coleman, Inc. **29.21** S. and O. Biddulph et al., *Plant Physiol.*, vol. 33, no. 4, 1958. **29.23** M. H. Zimmermann, *Science*, vol. 133, 1961; copyright © 1961 by AAAS.

30.5 Micrograph from R. G. Kessel and R. H. Kardon, *Tissues and Organs: A Text-Atlas of Scanning Electron Microscopy*, © W. H. Freeman, San Francisco, 1979. **30.7** Modified from B. S. Guttman and J. W. Hopkins III, *Understanding Biology*; copyright © 1983 by Harcourt Brace Jovanovich, Inc.; used by permission of the publisher. ***Exploring Further*** p. 854, Roman Vishniac Archives at the International Center of Photography, New York; p. 855, courtesy Ed Reschke. **30.13** (left) Courtesy Thomas Eisner, Cornell University; (right) L. Nilsson; from L. Nilsson, *Behold Man*, English translation copyright © 1974 by Albert Bonniers Förlag, Stockholm, and Little, Brown and Co. (Canada) Ltd. **30.14** (left) Courtesy D. W. Fawcett, Harvard Medical School; (right) Micrograph from R. G. Kessel and R. H. Kardon, *Tissues and Organs: A Text Atlas of Scanning Electron Microscopy*, W. H. Freeman, San Francisco, copyright © 1979. **30.18** Manfred Krage/Peter Arnold Inc. **30.20** Courtesy Turtox/Cambosco, Macmillan Science Co., Inc. **30.27** Courtesy Eila Kairinen, Gillette Research Institute. **30.28** Courtesy K. R. Porter and Ginny Fonte, University of Colorado.

31.1 Modified from E. G. Bollard, *J. Exp. Bot.*, vol. 4, 1953. **31.7** Modified from E. Baldwin, *An Introduction to Comparative Biochemistry*, Cambridge, The University Press, 1948. **31.9** After D. L. Hopkins, *Biol. Bull.*, vol. 90, 1946. **31.10** After E. H. Mercer, *Proc. Roy. Soc. Lond. B*, vol. 150, 1959. **31.11** Photographs courtesy Thomas Eisner, Cornell University. **31.12** Modified from Ralph Buchsbaum, *Animals Without Backbones*, by permission of the University of Chicago Press, copyright © 1948 by the University of Chicago. **31.17** Modified from H. W. Smith, *The Kidney*, Oxford, The University Press, 1951. **31.18** M. G. Farquhar, University of California, San Diego. **31.19** (A) Courtesy F. Spinelli, CIBA-GEIGY Research Laboratory, Basel, Switzerland.

32.2 (E) Redrawn from M. Schaffner, *The Ohio Naturalist*, 1906. **32.4** (B) Courtesy G. R. Roberts. **32.6** Photograph courtesy Donald Nevins, Iowa State University. **32.7** (left) Modified from K. Esau, *Plant Anatomy*, Wiley, New York, 1965; (right) courtesy E. R. Degginger. **32.8** Modified from Peter Albersheim, *Sci. Am.*, April 1975; copyright © 1975 by Scientific American, Inc.; all rights reserved. **32.11** Modified from V. A. Greulach and J. E. Adams, *Plants: An Introduction to Modern Botany*, Wiley, New York, 1962. **32.12** Redrawn from *Biologie: Ein Lehrbuch*, edited by G. Czihak et al., 2nd ed., Springer-Verlag, 1978. **32.13** © Ed Reschke. **32.14** (left) E. R. Degginger; (right) Used by permission from J. D. Dodd, *Course Book in General Botany*, copyright © 1977 by the Iowa State University Press. **32.15** Carolina Biological Supply Company. **32.18** Redrawn after Z. Schwartz-Sommer et al., *Science*, vol. 250, 1990; copyright © 1990 by AAAS. **32.27** Courtesy C. R. Hawes, Oxford Polytechnic. **32.31** Carolina Biological Supply Company. **32.33** Courtesy Robert Newman, University of Wisconsin. **32.35** Courtesy Sylvan Wittwer. **32.37** Redrawn from *Biologie: Ein Lehrbuch*, edited by G. Czihak et al., 2nd ed., Springer-Verlag, 1978. **32.40** Photograph by Stephen Gladfelter, Stanford University, from research by P. W. Oeller, Lu M.-W., L. P. Taylor, D. A. Pike, and A. Theologis at the Plant Gene Expression Center, University of California, Berkeley. **32.45** After W. A. Jensen and F. B. Salisbury, *Botany: An Ecological Approach*; copyright © 1972 by Wadsworth Publishing Co., Inc., Belmont, California; used by permission of the publisher. **32.46** Photo by M. E. Nuttall, DuPont Experimental Station, courtesy Ilya Raskin, Rutgers State University, New Brunswick.

33.1 Modified from H. A. Schneiderman and L. I. Gilbert, *Science*, vol. 143, 1964; copyright © 1964 by AAAS. **33.3** Painting by Frank H. Netter, M.D.; reprinted with permission from *The CIBA Collection of Medical Illustrations*, copyright © 1965 by CIBA Pharmaceutical Company, division of CIBA-GEIGY Corporation; all rights reserved. **33.5** Carolina Biological Supply. **33.10** © John P. Kay/Peter Arnold, Inc. **33.12** From A. J. Carlson et al., *The Machinery of the Body*, University of Chicago Press, 1961. **33.15** Modified from H. Curtis, *Biology*, 4th ed.; copyright © 1983 by Worth Publishers, Inc. **33.25** Adapted from an original model of a morphine molecule, courtesy Maitland Jones, Jr.

34.1 © Lionel Atwill/Peter Arnold, Inc. **34.2** Michael Fogden/Bruce Coleman, Inc. **34.3** © Ken M. Highfill/Photo Researchers, Inc. **34.7** (A) Courtesy D. M. Phillips, Population Council, New York; (B) from P. Motta, P. M. Andrews, and K. R. Porter, *Microanatomy of Cell and Tissue Surfaces*, Lea & Febiger, 1978; copyright © 1978 by Casa Editrice Dr. Francesco Vallardi, Societa Editrice Libraria, Milan, Italy. **34.10** (A/C) Courtesy Thomas Eisner, Cornell University; (B) C. Edelman—La Villette/Photo Researchers, Inc.

35.2 Courtesy S. L. Palay, Harvard Medical School. **35.4** (A) Courtesy H. deF. Webster, as printed in W. Bloom and D. W. Fawcett, *A Textbook of Histology*, 10th ed., W. B. Saunders Co., 1975; (B) R. L. Roberts, R. G. Kessel and H. N. Tung, *Freeze Fracture Images of Cells and Tissues*, Oxford University Press, 1991. **35.6** (A) H. Chaumeton/Nature; (B) adapted from E. R. Kandel, *Cellular Basis of Behavior*, W. H. Freeman, San Francisco, 1976. **35.7** Modified from E. R. Kandel, *Cellular Basis of Behavior*, W. H. Freeman, San Francisco, 1976. **35.10** Modified from T. H. Bullock and G. A. Horridge, *Structure and Function of the Nervous System of Invertebrates*, W. H. Freeman, San Francisco, 1965. **35.11** Modified from L. H. Hyman, *The Invertebrates*, vol. 2, McGraw-Hill Book Co., New York, copyright © 1951; and from Ralph Buchsbaum, *Animals Without Backbones*, University of Chicago Press, copyright © 1948 by the University of Chicago, used by permission of the publishers. **35.12** Modified from R. Goldschmidt, *Z. Wiss. Zool., Abt. A.*, vol. 92, 1909. **35.13** Photograph courtesy Thomas Eisner, Cornell University. **35.17** Courtesy A. L. Hodgkin, *J. Physiol. (London)*, vol. 131, 1956. **35.19** Adapted from W. A. Catterall, *Science*, vol. 242, 1988; copyright © 1988 by AAAS. **35.24** E. R. Lewis et al., *Science*, vol. 165, 1969; copyright © 1969 by AAAS. **35.25** R. L. Roberts, R. G. Kessel and H. N. Tung, *Freeze Fracture Images of Cells and Tissues*, Oxford University Press, 1991. **35.30** Photograph courtesy Ed Reschke. **35.31** Courtesy J. E. Heuser, Washington University Medical Center.

36.1 Redrawn from B. Katz, *J. Physiol. (London)*, vol. 111, 1950. **36.3** Graph modified from S. Skoglund, *Acta Physiol. Scand., Suppl. 124*, vol. 36, 1956. **36.6** Courtesy Ed Reschke. **36.7** After Murray, 1973. **36.8** D. Claugher, by courtesy of the Trustees, The British Museum (Natural History). **36.10** J. L. Lepore/Photo Researchers, Inc. **36.13** J. A. L. Cooke, Oxford Scientific Films. **36.14** Modified from R. E. Snodgrass, *Principles of Insect Morphology*, McGraw-Hill Book Co., New York, copyright © 1935; used with permission of the McGraw-Hill Book Co. **36.15** Courtesy J. L. Gould and C. G. Gould. **36.16** Douglas Faulkner/Photo Researchers, Inc. **36.19** Photograph by L. Nilsson; from L. Nilsson, *Behold Man*, English translation © 1974, Albert Bonniers Förlag, Stockholm, and Little, Brown and Co. (Canada) Ltd. **36.20** E. R. Lewis, F. S. Werblin, and Y. Y. Zeevi, University of California, Berkeley. **36.24** After A. F. MacNichol. **36.26** (A) Courtesy Thomas Eisner, Cornell University; (B) courtesy E. S. Ross. **36.28** Courtesy A. J. Hudspeth and R. A. Jacobs from A. J. Hudspeth, *Nature*, 341:397–404 (1989). **36.29** Modified from G. von Békésy, *Symp. Soc. Exp. Biol.*, vol. 16, 1962; G. von Békésy, *Experiments in Hearing*, McGraw-Hill Book Co., New York, copyright © 1960, used with the permission of the McGraw-Hill Book Co.; M. S. Gordon, G. Bartholomew, A. D. Grinnell, C. B. Jørgensen, and F. N. White, *Animal Function: Principles and Adaptations*, Macmillan, New York, 1968, copyright © 1968 by M. S. Gordon. **36.30** L. Nilsson; from L. Nilsson, *Behold Man*, English translation © 1974, Albert Bonniers Förlag, Stockholm, and Little, Brown and Co. (Canada) Ltd. **36.32** (A) © William E. Ferguson; (B) S. L. Craig/Bruce Coleman, Inc.; (C) E. R. Degginger/Bruce Coleman, Inc. **36.34** H. Vali, courtesy R. J. P. Williams, Oxford University. **36.36** Modified from W. M. Cornsweet, *Visual Perception*, Academic Press, New York, 1970; and S. Coren et al., *Sensation and Perception*, Academic Press, New York, 1978. **36.39** Modified from A. S. Romer and T. S. Parsons, *The Vertebrate Body*, 5th ed., copyright © 1977 by W. B. Saunders Company, reprinted by permission of CBS College Publishing. **36.40** Modified from A. S. Romer and T. S. Parsons, *The Vertebrate Body*, 5th ed., copyright © 1977 by W. B. Saunders Company, reprinted by permission of CBS College Publishing; and G. G. Simpson, C. S. Pittendrigh, and L. H. Tiffany, *Life: An Introduction to Biology*, copyright © 1957 by Harcourt Brace Jovanovich, Inc., used by permission of the publishers. **36.44** Modified from W. Penfield and T. Rasmussen, *The Cerebral Cortex of Man*, Macmillan, New York, 1950. **36.49** Based on data from John Allman, California Institute of Technology. **36.50** Institute of Medicine, National Academy of Sciences Press.

37.1 G. R. Roberts. **37.3** Photograph by D. Claugher, by courtesy of the Trustees, The British Museum (Natural History); drawing modified from J. Gray and H. W. Lissman from *J. Exp. Biol.*, vol. 15, 1938, by permission of Company of Biologists, Ltd. **37.4** H. Chaumeton/Nature. **37.7** © Biophoto Association/Photo Researchers, Inc. **37.9** © Ed Reschke. **37.14** Courtesy H. E. Huxley, Cambridge University. **37.15** Courtesy H. E. Huxley, Cambridge University. **37.18** Courtesy J. E. Heuser, Washington University Medical Center.

38.1 Ian Wyllie/Survival Anglia. **38.2** (A) Courtesy Paul Trötschel; (B) Stephen Dalton/Photo Researchers, Inc. **38.3** Courtesy John Sparks, BBC (Natural History). **38.4** Courtesy Thomas Eisner, Cornell University. **38.5** Modified from N. Tinbergen, *The Study of Instinct*, Oxford, The University Press, 1951. **38.6** Modified from N. Tinbergen, *The Study of Instinct*, Oxford, The University Press, 1951. **38.7** Courtesy E. R. Willis, Illinois State University. **38.8** Modified from N. Tinbergen and A. C. Perdeck, *Behaviour*, vol. 3, 1950. **38.9** Courtesy John Sparks, BBC (Natural History). **38.10** Modified from J-P. Ewert, *Sci. Am.*, March 1974; copyright © 1974 by Scientific American, Inc.; all rights reserved. **38.11** Adapted from K. Lorenz and N. Tinbergen, *Z. Tierpsychol.*, vol. 2, 1938. **38.12** (A, B, D, E) From E. H. Hess, *Sci. Am.*, July 1956; copyright © 1956 by Scientific American, Inc.; all rights reserved; (C) Wallace Kirkland, copyright © 1954, Time Inc. **38.13** Reprinted with permission of the author and the publishers from D. G. Freedman, *Human Infancy: An Evolutionary Perspective*, Lawrence Erlbaum Associates, Hillsdale, New Jersey, 1975. **38.14** Adapted from N. E. Collias and E. C. Collias, *Auk*, vol. 79, 1962. **38.15** After Drees. **38.16** Courtesy R. Silver, Barnard College. **38.17** From K. Lorenz, *Symp. Soc. Exp. Biol.*, vol. 4, 1950. **38.18** Based on J. E. Lloyd, *Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Mich.*, vol. 130, 1966; and A. D. Carlson and J. Copeland, *Am. Sci.*, vol. 66, 1978, reprinted by permission of *American Scientist*, Journal of Sigma Xi, the Scientific Research Society. **38.19** D. R. Bentley, *Science*, vol. 174, 1971; copyright © 1971 by AAAS. **38.20** From L. P. Brower, J. V. Z. Brower, and F. P. Cranston, *Zoologica*, vol. 50, 1965; used by permission of the New York Zoological Society. **38.21** Courtesy R. Thornhill, University of New Mexico. **38.22** (B) Redrawn from K. von Frisch, *Bees: Their Vision, Chemical Senses, and Language*, copyright © 1950 by Cornell University; used by permission of Cornell University Press; photograph courtesy Kenneth Lorenzen, University of California, Davis. **38.23** Based on data from R. Boch, *Z. Vergl. Physiol.*, vol. 40, 1957. **38.24** From K. Lorenz, *Zool. Anz.*, vol. 17, 1953. **38.25** TASS from Sovfoto. **38.26** From W. R. Miles, *J. Comp. Psychol.*, vol. 10, 1930; copyright © 1930 by the Williams and Wilkins Co., Baltimore, Maryland. **38.27** (A) Eric Hosking/Bruce Coleman, Inc.; (B) Nina Leen, *Life*, copyright © 1964 by Time, Inc. **38.28** From E. H. Hess, *Science*, vol. 130, 1959; copyright © 1959 by AAAS. **38.30** Warren Gurst and Genny Gurst, Tom Stack and Associates. **38.31** Adapted by permission from *The Honey Bee* by James L. Gould and Carol Grant Gould, W. H. Freeman, New York, copyright © 1988. **38.32** Adapted by permission from E. Gwinner and W. Wiltschko, *J. Comp. Physiol.*, vol. 125, 1978; copyright © 1978 by Springer-Verlag, New York. **38.33** (A) From B. Elsner, in *Animal Migration, Navigation, and Homing*, edited by K. Schmidt-Koenig and W. T. Keeton, Springer-Verlag, New York, 1978; (B) from M. Michener and C. Walcott, *J. Exp. Biol.*, vol. 47, 1967. **38.34** (right) Steve Johnson, courtesy Charles Walcott, Cornell University; (left) from K. Schmidt-Koenig and C. Walcott, *Animal Behav.*, vol. 26, 1978. **38.35** Courtesy E. R. Willis, Illinois State University. **38.36** Modified from N. Tinbergen and A. C. Perdeck, *Behaviour*, vol. 3, 1950. **38.37** Courtesy John Sparks, BBC (Natural History). **38.38** Photograph by Russ Charif, courtesy Charles Walcott, Cornell University.

KISIM VI EKOLOJİ

(1) © Kjell Sandved; (2) © William E. Ferguson; (3) © Norbert Wu, 1991; (4) © Norbert Wu, 1992.

39.3 Courtesy George W. Barlow, *Anim. Beh.* vol. 22, 1974. **39.4** Courtesy John Sparks, BBC (Natural History). **39.6** Modified from T. Carlson, *Biochem. Z.*, vol. 57, 1913. **39.7** Modified from J. Davidson, *Trans. R. Soc. South Aust.*, vol. 62, 1938. **39.9** Modified from E. P. Odum, *Fundamentals of Ecology*, W. B. Saunders, 1959, after Deevey. **39.10** Population Reference Bureau, Inc. Updated by Charles F. Westoff, Office of Population Research, Princeton University. **39.12** Courtesy E. S. Ross. **39.13** Courtesy L. David Mech. **39.14** Redrawn from C. B. Huffaker, *Hilgardia*, vol. 27, 1958. **39.15** Photograph by Hans Reinhard/Bruce Coleman, Inc.; drawing based on H. N. Southern, *J. Zool.*, vol. 162, 1970. **39.16** Based on H. N. Southern, *J. Zool.*, vol. 162, 1970. **39.17** Redrawn after J. M. Scriber and F. Slansky, *Am. Rev. Entomology*, vol. 26, 1981. **39.18** Adapted from *Principles of Animal Ecology* by W. C. Allee, A. E. Emerson, O. Park, T. Park, and K. P. Schmidt, W. B. Saunders, Philadelphia; copyright © 1949. **39.19** Modified from J. H. Connell, *Ecology*, vol. 142, 1961; copyright © 1961 by the Ecological Society of America. **39.20** Drawings modified from R. H. MacArthur, *Ecology*, vol. 39, 1958; copyright © 1958 by the Ecological Society of America. Photographs by (top) Philip Boyer; (middle) R. Austing/Photo Researchers, Inc.; and (bottom) Edgar T. Jones/Bruce Coleman, Inc. **39.21** G. Tortoli/F. A. O. Photo. **39.22** Carol Hughes/Bruce Coleman, Inc. **39.23** Norman Myers/Bruce Coleman, Inc. **39.24** Redrawn by permission from E. O. Wilson, *Sociobiology*, Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, 1975. **39.25** © Hans Pfletschinger/Peter Arnold, Inc. **39.26** Adapted from R. E. Kenward, *J. Anim. Ecol.*, vol. 47. 1978. **39.27** Courtesy R. D. Estes, San Diego State University. **39.28** Courtesy L. T. Nash, Arizona State University. **39.30** George D. Lepp, Bio-Tec Images. **39.31** Roberto Bunge, Ardea London Ltd. **39.32** Redrawn with permission of Macmillan Publishing Co., Inc., from David R. Pilbeam, *The Ascent of Man: An Introduction to Human Evolution*; copyright © 1972 by David R. Pilbeam. **39.33** (A) J. Tanaka, Anthro-Photo; (B) M. Shostak, Anthro-Photo. **39.34** R. Lee, Anthro-Photo. **39.35** Redrawn from R. M. May, *Sci. Am.*, September, 1978; copyright © 1978 by Scientific American, Inc.; all rights reserved. **39.37** Courtesy E. J. Kormondy, *Smithsonian Magazine*, vol. 1, 1970. **39.38** Carolina Biological Supply Company. **39.40** Based on data in E. P. Odum, *Fundamentals of Ecology*, W. B. Saunders, 1959. **39.41** Redrawn from R. M. May, *Sci. Am.*, September 1978; copyright © 1978 by Scientific American, Inc.; all rights reserved. **39.42** Redrawn from R. H. Whittaker, *Communities and Ecosystems*, 2nd ed., Macmillan, New York, 1975; after B. Holt and G. M. Woodwell. **39.43** Redrawn from R. H. Whittaker, *Communities and Ecosystems*, 2nd ed., Macmillan, New York, 1975; after B. Holt and G. M. Woodwell. **39.44** Gene Ahrens/Bruce Coleman, Inc.

40.4 Modified from E. P. Odum, *Fundamentals of Ecology*, W. B. Saunders, 1959. **40.7** From T. E. Graedel and P. J. Crutzen, *Sci. Am.*, September, 1989; copyright © 1989 by Scientific American Inc.; all rights reserved. **40.8** From S. H. Schneider, *Sci. Am.*, September, 1989; copyright © 1989 by Scientific American Inc.; all rights reserved. **40.9** Modified from M. J. Pelczar et al., *Microbiology*, 4th ed., McGraw-Hill Book Co., New York, copyright © 1977; used by permission. **40.10** Courtesy U. S. Department of Agriculture. **40.12** Courtesy D. W. Schindler, *Science*, vol. 184, 1974; copyright © 1974 by AAAS. **40.14** Courtesy P. L. Ames. **40.15** Redrawn after K. P. Bowman, *Science*, vol. 239, 1988; copyright © 1988 by AAAS. **40.17** U. S. D. A. Forest Service. **40.18** Redrawn from G. E. Likens et al., *Ecol. Monogr.*, vol. 40, 1970; copyright © 1970 by the Ecological Society of America. **40.19** Oxford Scientific Films, Earth Scenes. **40.21** C. J. Tucker, J. R. G. Towshend, and T. E. Goff, *Science*, vol. 227, 1985. **40.22** Photographs courtesy E. S. Ross. **40.23** After Whittaker (1970). Reprinted with permission of Macmillan Publishing Co., Inc., from *Communities and Ecosystems* by Robert Whittaker. Copyright © Robert H. Whittaker. **40.24** (left) Leonard Lee Rue III/Bruce Coleman, Inc.; (right) courtesy E. R. Degginger. **40.25** (left) Paolo Koch/Photo Researchers, Inc.; (right) Wolfgang Bayer/Bruce Coleman, Inc. **40.26** Zig Leszczynski, Earth Scenes. **40.27** (left) Ferrero/Nature; (right) N. de Vore III/Bruce Coleman, Inc. **40.28** Courtesy E. R. Degginger. **40.29** (A) Courtesy E. R. Degginger; (B, C) courtesy E. S. Ross. **40.31** Bob and Clara Calhoun/Bruce Coleman, Inc. **40.33** After Schwarzbach, 1950. **40.34** (A) Courtesy Howard Hall; (B) courtesy James D. Jordan; (C) courtesy E. H. Newcomb and T. D. Pugh, University of Wisconsin/BPS. **40.36** Redrawn from John Napier, *The Roots of Mankind*, copyright © 1970, Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.; used by permission. **40.38** Ferrero/Nature. **40.42** (A) Redrawn from R. H. MacArthur and E. O. Wilson, *The Theory of Island Biogeography*, copyright © 1967 by Princeton University Press; used by permission; (B) redrawn by C. J. Krebs, *Ecology*, 2nd ed., Harper & Row, New York, 1978; after Preston. **40.45** (top) C. C. Reijnvaan from W. M. Doctors van Leeuwen, *Ann. Jard. Bot. Buitenzorg*, 1936; (bottom) courtesy Stephen Self, University of Hawaii at Manoa.

SÖZLÜK

Bu sözlük, taksonomik isimler dışında, metinde tekrarlanan çok önemli terimlerin kısa tanımlarını vermektedir. Terimlerin daha ayrıntılı tanımlarını anlamak için indekse başvurduğunuzda, italik olarak yazılmış sayfa numaraları sizi, metin içerisinde anahtar terimin açıklandığı yere götürecektir.

Temel ölçü birimlerinden bazıları, s.A16'da listelenmiştir; diğerleri kendi alfabetik sıralarında yer almıştır.

Biyolojide kullanılan temel önekler ve önekli terimler, sözlükte ayrılarak alfabetik olarak verilmiştir. Bildiğiniz gibi, bu ekler genellikle Yunanca ya da Latin kökenli olup çoğu, biyolojide yeni bir anlam kazanmıştır (örnekler: ***blasto-*, *-cyte*, *caryo-*, *-plasm***). Bu terimlere aşina olmak, onların yapısına katıldığı bir çok terimi öğrenme ve hatırlamada size kolaylık sağlayacaktır.

TABLO 1 *Metrik sistemin standart ön ekleri*

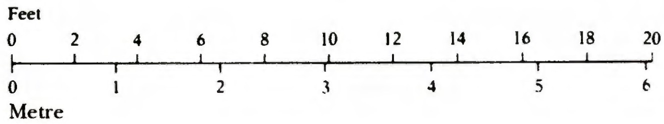
kilo- (k)	1.000	10^{3}
desi- (d)	0.1	10^{-1}
senti- (c)	0.01	10^{-2}
mili- (m)	0.001	10^{-3}
mikro- (μ)	0.000001	10^{-6}
nano- (n)	0.000000001	10^{-9}

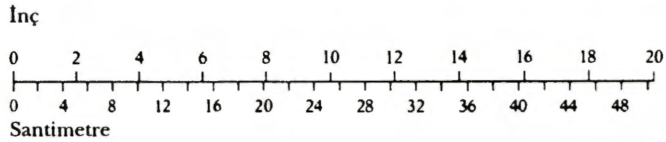
TABLO 2 *Uzunluk, ağırlık ve hacim ölçülerinin birimleri*

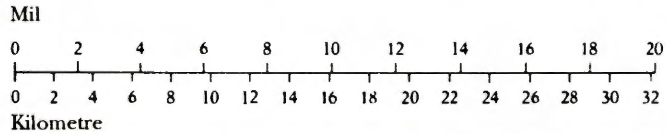
kilometre (km)	1,000 m	0.62137 mil
metre (m)		39.37 inç
santimetre (cm)	0.01 m	0.39 inç
milimetre (mm)	0.001 m	0.039 inç
mikrometre* (μm)	10^{-6} m	
nanometre	10^{-9} m	
angstrom† (Å)	10^{-10} m	
kilogram (kg)	1,000 g	2.2 pounds
gram (g)		0.035 ons
miligram (mg)	0.001 g	
mikrogram (μg)	10^{-6} g	
litre (l)	1,000 cm^3	1.057 quarts
mililitre (ml)	0.001 l	

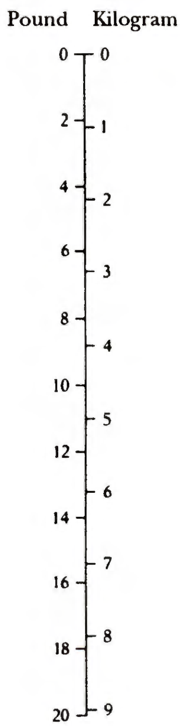
* Mikron olarak biliniyor

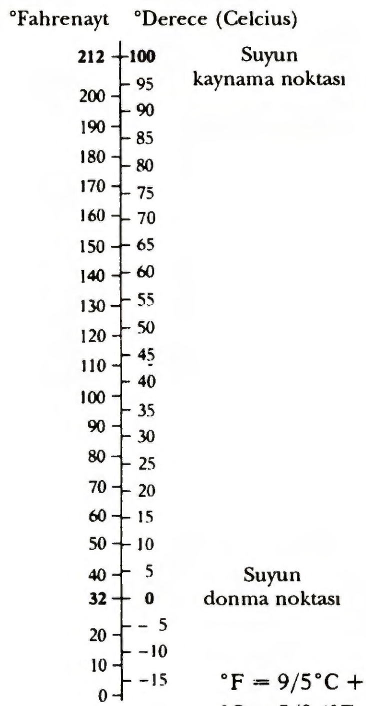
† Artık kullanılmıyor; onun yerine nanometre kullanılıyor.











$$°F = 9/5°C + 32$$

$$°C = 5/9\ (°F - 32)$$

a- Eksik, bulunmayan.

ab- Uzak.

abdomen Memelilerde, kalp ve akciğerler hariç, iç organların çoğunu içeren göğüsün arkasındaki gövde kısmı. Diğer hayvanlarda, vücudun arka kısmı.

ACTH Adrenokortikotropik hormona bakınız.

açılım Tek bir soyun üyelerinin farklı niş ya da adaptif zonlara uyum sağladığı evrimsel bir olay.

ad ona bitişik, orada, o yöne doğru.

adaptasyon Evrimde, genellikle organizmanın yaşayabilirliğine ve yaşadığı ortamda üremesine yardımcı olarak onun uyum yeteneğini arttıran kalıtsal olarak kontrol edilen herhangi bir özellik. Sinir biyolojisinde, bir sinir hücresinin ardışık olarak uyarılmasından sonra tepki göstermesiyle oluşan kısa süreli bir azalma ile sonuçlanan olay.

adenozin difosfat(ADP) Bir fosfor alarak ATP oluşturan iki fosforlu bileşik.

adenozin monofosfot (AMP) Fazladan bir fosfor alarak ADPoluşturan bir fosforlu bileşik.

adenozin trifosfat (ATP) Canlılarda "enerji kaynağı olarak iş gören üç fosforlu bir organik bileşik.

adipoz [Lat: *adeps* yağ] Yağsı.

adrenal [Lat: *renes* böbrekler] Omurgalılarda böbreklerin yanında bulunan bir endokrin bezi.

adrenalin "Kavga ya da korku" reaksiyonlarını arttıran ve adrenal tarafından üretilen bir hormon.

adrenokortikotropik hormon (ACTH) Adrenal korteksini uyaran hipofiz bezi tarafından üretilen bir hormon.

adsorbsiyon Bir yüzeye tutunma [Lat: sorbére].

aerobik [Lat: *aer* hava] Oksijenli.

ağız kısımları Besinin alınmasında kullanılan ağız yakınındaki yapılar ya da uzantılar.

akciğer Bir hayvanda gaz alışverişi için özelleşmiş içsel bir odacık.

akson [Yun. *axôn* eksen] Hücreden uzaktaki uyarıları ileten ve iletici bir maddeyi serbest bırakabilen bir sinir hücresi iplikçiği.

aktif bölge Bir enzim molekülünün bir substrat molekülü ile reaksiyona giren kısmı.

aktif taşınım Hücre tarafından enerji harcanmasını gerektiren bir işlemle bir maddenin bir zardan taşınması.

alkali pH'si 7'nin üzerinde olan. Bakınız, baz.

alkol içinde bir ya da birden fazla-OH grubunun bir karbon iskeletine bağlandığı herhangi bir organik bileşik sınıfı.

all-, allo [Yun: *allos* diğeri) Diğeri, farklı.

allel Belli bir kromozom lokusunda, birbirinin alternatifi olan birkaç genden herhangi biri.

allopatrik [Lat: *patria* yurt) Farklı alanlara sahip olama.

allosterik Bir enzime ait: iki ya da daha fazla şekli olabilen.

alttür Bir türün genetiksel olarak farklı coğrafik bir alt birimi.

alturizm Bir bireyin, değerinin yararı için kendi rahatını feda etme arzusu.

alveöler [Lat: küçük çukur] Küçük bir açıklık, özellikle, akciğerlerin işlevsel birimleri olan mikroskopik açıklıklardan biri.

amilaz [Lat: *amilum* nişasta.] Nişasta parçalayan bir enzim.

amino asit Bir amino grubu (-NH_2) taşıyan bir organik asit; proteinlerin yapı taşı.

amniyon [Yun: embriyo zarı] Sürüngenlerde, kuşlarda ve memelilerde embriyoyu içeren içi sıvı dolu bir kese oluşturan embriyo dışındaki bir zar.

amoeboid [Yun: *amoibê* değişiklik] Protoplazma akışıyla şekil değiştirme eğiliminde olan amipsi yapı.

AMP (bakınız)adenozin monofosfat.

an- onsuz.

anabolizma [Yun: *ana*-yükselme; *metabolê* değişiklik) Metabolizmanın biyosentetik yapım özellikleri.

analog Farklı organizmalardaki özelliklerin: işlevsel olarak birbirine benzeyen ve sıklıkla yüzeysel, ancak farklı evrimsel kökeni olan yapılar.

anemi kanda, hemoglobin ya da kırmızı alyuvarların normalin altında olması.

anerobik [Lat: *aer* hava] Oksijensiz.

angio-, -angium [Yun: *angein* kap] Konteynir, reseptakulum.

anizogamik Oogamik türler tarafından üretilen gametlerin aksine, yalnızca büyüklükleri farklı gametlerin birleşmesiyle gerçekleşen üreme. Yumurta hücreleri ve sperm gibi oldukça farklılaşmış, oogamik türlerin gametleri.

anteridyum [Yun: *anthos* çiçek] Bir bitkinin erkek üreme organı; sperm hücreleri üretir.

anterior Ön uca doğru.

antijen Bir organizmanın bağışıklık sistemini etkinleştiren, çoğunlukla protein ya da polisakkarit olan bir madde:

antikor Belli bir antijene bağlanan ve bağışıklık sistemindeki B lenfositleri tarafından üretilen bir protein.

anüs [Lat: halka] Sindirilemeyen artıkların çıkarıldığı, sisteminin arka ucundaki açıklık.

anyon Negatif yüklü bir iyon.

aort Dolaşım sisteminin ana arteri.

apikal Bitki gövdesine benzer bir yapının ucu, uca yakın kısmı

apo- Uzakta.

apoplast Bir bitkide hücre çeperinden ve hücreler arası alanlardan oluşan ağ; bitkinin içerisinde hücreler arasında suyun geniş bir şekilde hareketine izin verir.

aposematik [Yun: *séma* sinyal] Savunma aygıtlarına sinyal geçiren özlellikle renkler ve yapılara karşı uyarıcı olarak iş görme.

ark [Yun: *archein* başlamak] İlkel, orijinal.

arkegonyum [Yun: *archegonos* bir yarışın birincisi] Bir yüksek bitkinin dişi üreme organı.

arkenteron [Yun: *enteron* bağırsak anlamındadır] Genç bir embriyoda sindirim boşluğunu oluşturacak olan boşluk.

arteriol Küçük bir atardamar.

aseksüel Eşeysiz.

asit [Lat: *asidus* ekşi] Suda çözündüğünde hidrojen iyonlarının konsantrasyonunu arttıran bir madde. PH'sı 7 nin atındadır.

askus [Yun: *askos* çanta] Askomycota grubundan bir mantarın uzamış spor kesesi.

asölomat Sindirim sistemi ve vücudun dış kısmı arasında açıklık bulunmayan bir vücut planı.

aşı [Lat: *vacca* inek] Hastada, aktif bağışıklığı harekete geçirme işini gören ve antijen içeren ilaç.

atardamar Kalpten kanı taşıyan bir kan damarı.

atmosfer (atm) (basınç birimi) Deniz seviyesinde normal hava basıncı: metrekarede 101.325 newton.

atom ağırlığı Çekirdeğinde altı nötron bulunan bir karbon izotopu olan ^{12}C'ye göre, bir elementin bir atomunun ortalama ağırlığı.

atom [Yun. *atomos* bölünmez] Bir elementin bilinen kimyasal yollarla bölünemeyen en küçük birimi.

atomik kütle birimi (amu) Bakınız dalton.

ATP Bakınız adenizin trifosfat.

auto kendi.

avlanma [Lat: *praedatio* zorla almak] Serbest yaşayan organizmaların diğer organizmalar ile beslenmesi.

azot fiksasyonu Genel olarak, atmosferik azotun organizmalar tarafından daha kullanılabilir maddelere bağlanması.

B lenfosit Bakınız lenfosit.

bağ doku Hücreleri geniş hücreler arası matrikste gömülü olan bir hayvansal doku tipi; ya da diğer dokular ve organların bağlantıları, destekleri ve kuşakları.

bağımsız ayrılma Bağımsız ayrılma prensibi genellikle Mendel'in ikinci yasası olarak belirtilir. Bağlantısız genler olarak isimlendirilen ve farklı kromozomlarda bulunan genler, mayoz bölünmede (krosing over ile rekombinasyon yapmadıkları sürece) bağımsız olarak dağılırlar.

bağlantı Krosingover yokluğunda, kontrol ettikleri karakterlerin birlikte kalıtlanmasına neden olan aynı kromozom üzerindeki iki ya da daha fazla genin bulunuşu.

bakteriyofaj [Yun. *phagein* yemek] Bakterilere saldıran bir virüs.

baz (ya da alkali) Suda çözündüğünde hidroksi iyonlarının konsantrasyonunu arttıran bir madde. pH'sı 7'den büyüktür.

bazal Dal gibi bir yapının kaidesi ya da kaidesinin yanı (tutunma noktası).

bazal yapı Sil ve ökaryotik kamçının kaidesinde bulunan sentriyole eş bir yapı; bir dairede sıralanmış üçlü gruplar halinde dokuz mikrotübülden oluşmuştur.

bazidiyum Basidiomycota'da spor oluşturan yapı.

bekçi hücresi Bir yaprağın stoma büyüklüğünü düzenleyen özelleşmiş bir epidermis hücresi.

besin zinciri Bir toplulukta enerji ve maddenin taşındığı, üretici, tüketici ve ayrıştırıcıları kapsayan organizma zincirleri.

besin [Lat: *nutrire* beslemek] Metabolizmada enerji kaynağı ya da yapım maddesi olarak kullanılabilen madde.

bi- iki.

bilateral simetri Belirgin üst ve alt yüzeyi ile ön ve arka uçları bulunan, iki yanın birbirine benzeme özelliği, yani benzer özellik.

bilinçli koşullandırma Bakınız koşullandırma.

bio- [Yun. *bios* yaşam] Yaşam, canlı.

birliktelik Bir bölgeye substratın bağlanmasının sonucu olarak bir proteinin geri kalan bağlanma yerinin reaktivitesinin artması olayı.

biyogenez [Yun. *genesis* kaynak] Canlı organizmaların diğer canlı organizmalardan türemesi.

biyolojik birikim Bir besin zincirinin alt kısımındaki üreticilerden üst tüketicilere geçtikçe kararlılığını nispeten koruyan kimyasalların konsantrasyonlarının artması.

biyom Kendine özgü bitki ve hayvanları olan büyük iklimsel bölge.

biyomas Belirli bir alanda tüm organizmaların ya da seçilmiş bir grup organizmanın toplam ağırlığı.

biyotik Yaşamla ilgili.

blasto- [Yun. *blastos* tomurcuk] Embriyo.

blastopor [Yun. *poro* geçit] Bir gastrulada arkenteron boşluğundan dışa doğru olan açıklık.

blastosöl [Yun. *koilos* boşluk] Bir blastulanın boşluğu.

blastula Hayvanlarda, embriyonun üç ana doku tabakası ile sınırlanmadan önceki erken gelişme evresi; genellikle yuvarlak ve çukur.

boşaltım Metabolik artıkların ve aşırı suyun çıkarılması; karşılaştırın eleminasyon.

Bölünme Bir zigotun ya da genç bir embriyonun bölünmesi.

büzgen kas [Yun: *sphinktêr* şerit] Kasılarak tüpsü bir yapıyı kapatabilen halka şeklindeki bir kas.

C_3 bitkileri CO_2'i yalnızca Kalvin döngüsüyle bağlayan bitkiler. Fotosentez ürünlerinden biri, bitkilerin isimlerini aldıkları Kalvin döngüsünün üç karbonlu bileşiklerinden (C_3) biridir.

C_4 bitkileri ***Kranz bitkileri*** olarak da anılırlar. Fotosentezin ana, başlangıç ürünlerinden birinin dört karbonlu bir bileşik (C_4) olduğu bitkiler. Kranz bitkileri diğer bitkiler için uygunsuz olan koşullarda fotosentez yapabilirler.

cAMP Bakınız devresel adenozin monofosfat.

cAMP Bakınız devresel adenozin monofosfat.

caryo- [Yun: *karyon* çekirdek] Çekirdek.

cata- Aşağı

centri- [Lat. *centrum* merkez] Merkez.

ceuti- [Lat: *centum* yüz] yüz.

chrom-, -chrome [Yun: *choma* renk] Renkli pigment.

Co- İle, birlikte.

coel-, -coel [Yun. *koilos* çukur] Çukur, açıklık; odacık.

com- Birlikte.

Crassulacean asit metabolizması (CAM) Sıcak ve kurak ortamlarda yetişen bazı bitkilerin fotosentezinde görülen bir değişiklik. Sukkulent benzeri bitkiler stomalarını gündüzleri kapatıp geceleri açarak su kaybını önlerler.

-cyte, cyto- [Yun. *kytos* konteynır] Hücre.

çekinik Aynı genin diğer bir allelinin bulunuşu nedeniyle etkisi fenotipte belirmeyen, bu nedenle, yalnızca homozigot bireylerde beliren gen. Çekinik karakter, çekinik fenotip: çekinik bir allelin neden olduğu.

çekirdek (hücrenin) [Lat: çekirdek] Kromozomları içeren, zarla çevrili büyük bir organel

çekum [Lat: *caecus* kör] Sindirim sistemindeki kör bir çıkıntı.

Çift fizyon Bir hücrenin mitoz dışındaki bir işlem ile önemli ölçüde iki eşit parçaya bölünerek üremesi.

çözelti (Lat: *solutio* gevşeme] İki ya da daha fazla madde molekülünün homojen bir karışımı. Bir ya da daha fazla maddenin (çözünen) çözündüğü ortam.

çözücü İçerisinde bir ya da daha fazla maddenin (çözünen) çözündüğü ortam.

çözünen Çözücünün içerisinde çözünmüş madde.

dalton ^{12}C'nin atom ağırlığının onikide birine eşit bir kütle birimi ya da $1.66024X10^{-24}$ gram. Daha önce atom kütle birimi (amu) olarak isimlendirilmiştir.

deaminasyon Bir amino grubunun ayrılması.

deciduous [Lat. *decidere* düşmek] Yaprakların her yıl dökülmesi.

dehidrasyon reaksiyonu Bir yoğunlaşma reaksiyonu.

delikli kanal Genel olarak elektrosatik gradiyent ve bir hormonun, bir iletıcinin ya da diğer moleküler sinyalin bağlanmasındaki bir değişiklik sonucu oluşan bir sinyale tepki olarak açılan ya da kapanan bir membran kanalı.

deme [Yun: dêmes populasyon] Herhangi bir türün populasyonunun lokal birimi.

dendr-, dendro [Yun. *dendron* ağaç] Ağaç; dallanma.

dendrit Birçok sinapsis alan ve hücreye uyarı ve engelleme taşıyan bir sinir hücresinin kısa, kılıfsız bir ipliği - çoğunlukla *iğnemsi* dallanmış ve *ucu kapalı.*

deoksiribonükleik asit (DNA) Her bir nukleotidinde bir deoksiriboz şekerinin bulunuşuyla karakterize olan, virüslerin çoğunda, tüm bakterilerde, kloroplastlarda, mitokondride ve ökoryotik hücrelerin çekirdeğinde bulunan bir nükleik asit; RNA virüsleri hariç tüm organizmaların kalıtım materyali.

-derm [Yun. *derma* cilt] Cilt, örtü; doku tabakası.

devirsel adenozin monofosfat (devirsel CMP ya da cAMP) Hormonların etki göstermesi için hücre içinde bir aracı olarak iş gören ve canlı hücrelerde ATP'den sentezlenen bileşik; ayrıca *sinir* iletiminde ve diğer bazı hücresel kontrol sistemlerinde rol alır.

dışkı [Lat: *faeces* çöp] Sindirim sisteminden çıkarılan parçalanabilir artıklar.

dışkılık [Lat: lağım] Sindirim, salgı ve üreme sistemlerinden maddeleri alan ortak odacık.

di- İki.

difüzyon Çözünmüş ya da asılı parçacıkların başka bir yere, ısı enerjilerinin (termal *agitation*) bir sonucu olarak bir yerden hareketi.

dikot Embriyolarında iki kotiledon bulunmasıyla, yapraklarında damarlanmanın ağsı oluşuyla ve çiçeklerinde petallerin dörtlü ya da beşli oluşuyla karakterize olan, kapalı tohumluların ya da çiçekli bitkilerin bir alt sınıfının bir üyesi; cf. monokot. Otsu dikot: topraküstü kısımları her yıl ölen bir çok yıllık odunsu dikot: toprak üstü kısımları - gövdeler ve dallar - canlı kalan ve her büyüyen bir çok yıllık.

dinlenme potansiyeli Bakınız potansiyel.

diployit [Yun. *diploos* çift] Her kromozom tipinden ikisine sahip olma

disakkarit İki basit şekerden oluşmuş, bileşik bir şeker.

distal [Lat. *distare* ayrı durmak] Bazı referans noktalarından (çoğunlukla vücudun ana kısmı) ayrı bulunmak.

divertikül [Lat: *devertere* bir yana sapmak] Bir yarık ya da kanaldan çıkan kör bir kese.

DNA Bakınız deoksiribonükleik asit.

doğal seleksiyon Doğada bazı genlerin ya da gen kombinasyonlarının frekansında artışa, diğerlerinininkilerde ise bir azalmaya götüren üreme farklılığı.

doku [Lat: *texere* dokumak] Hücreler arası madde ile birbirine bağlı olan, çoğunlukla hem yapı hem de işlevi aynı olan bir hücre topluluğu.

dominant Bir allelin, aynı genin diğer bir allelinin bulunmasına rağmen, onun fenotipte belirmesini durdurarak ve bastırarak tam fenotipik etki gösteren bir allel. Dominant fenotip, dominat karakter: bir dominant allelin neden olduğu bir özellik. (2) Bir bireyin: Sosyal hiyerarşide yüksek bir pozisyona sahip olması.

dormansi [Lat. *dormire* uyumak] Inaktif, dinleme durumu. Bitkilerde, özellikle tohumlarda ve tomurcuklarda, büyümenin ortamsal koşullar daha uygun hale gelinceye kadar askıya alındığı bir dönem.

dorsal [Lat. *dorsum* arka] Sırt ile ilgili.

doygunluk reaksiyonu Suyun oluşumu ile sonuçlanan iki bileşiği birleştiren bir reaksiyon.

döllenme Yumurta ve sperm çekirdeğinin birleşmesi.

duodenum Omurgalıların küçük barsağının ilk bölümü.

duyarlılaştırma Bir hayvanda önceden mevcut herhangi bir alışkanlığı azaltarak ya da ortadan kaldırarak beklenmedik bir uyarı yaratan işlem. Bakınız, adaptasyon, alıştırma.

duyu siniri Bir reseptör hücreden bilgi alan ya da bir uyarıya kendisi tepki gösteren, merkezi sinir sistemine uzanan bir nöron.

ecto- Dış tarafta, dışsal.

effektör Organizmanın bir tepki üreten bölümü, örn., kas, sil, kamçı.

egzergonik [Yun. *ergon* iş] Enerjiyi serbest bırakan; egzotermik.

eklem Kemikler arasındaki bağlantı. Kemikler ve mafsallar arasında oluşan birleştirici yüzeyler.

ekosistem [Yun. *oikus* yerleşim] Belirli bir bölgede bulunan fiziksel özellikler ve organizmaların tümü.

ekson Sonuçta ya çevirilen (mRNA'da olduğu gibi) ya da tRNA gibi bir son üründe kullanılan primer bir bilginin (ve bir genin buna karşılık gelen parçası) bir parçası.

ekstrinsik Onun dışı, ana bir parçası değil, ekstrinsik izolasyon mekanizmasındaki gibi.

ektoderm Bir hayvan embiryosunun en dış tabakası. Ayrıca, embiryonik ektodermden türemiş doku.

ektotermik Bakınız poikilotermik.

ekzoiskelet Dış iskelet.

ekzositoz Hücre içindeki bir veziküllün içerdiği maddeleri çevreye atarak hücre membranı ile birleşmesini sağlayan işlem.

elektrokimyasal gradiyent Mitokondriler ve kloroplastlardaki kemiozmotik gradiyent gibi, birleşik elektrostatik ve ozmotik konsantrasyon gradiyenti.

elektron Negatif yüklü temel atom parçacığı

elektron taşınım zinciri Mitokondrilerin iç membranında ve kloroplastların tillakoyit membranında (bir ölçüde farklı elemanlarla) bulunan bir dizi enzim. Yüksek enerjili elektronları alan zincir, elektronların bulunduğu membranın iki yanında bir kemiozmotik gradiyent oluşturmak için kullanır.

elektronegatiflik Bir atomun serbest elektron çekiminin olağan ölçümü. Dış yörüngesinde birkaç elektron boşluğu bulunan atomlar daha fazla elektron bulunan atomlardan daha fazla elektronegatif olma eğilimindedirler. Kovalent bağlarda, ortalama olarak, ortak elektronlar daha elektronegatif olan atoma yakındırlar; bu asimetri, kısmen bazı moleküllerin polaritesini oluşturur.

elektronik yük birimi Bir elektronun yükü ya da 1.6021×10^{-19} koulomb.

elektrostatik gradiyent Genel olarak bir membranın iki tarafında, iki nokta arasında yük farklılığının yarattığı serbest enerji gradiyenti.

elektrostatik kuvvet Bir proton ve bir elektron ya da H^+ ve OH– arasındaki gibi, zıt yüklü parçacıklar arasındaki çekim (aynı zamanda elektrostatik çekim olarak da isimlendirilir).

eleminasyon (ya da dışkı boşaltma) Emilmemiş artıkların sindirim sisteminden atılması; karşılaştırın salgı,

embriyo Bir bitki ya da hayvanın erken gelişme evresi; genel olarak tohum, yumurta ya da rahimde bulunur.

emülsiyon [Lat. *emulsus* emilmiş] Süspansiyon, çoğunlukla bir sıvının diğer bir sıvı içindeki küçük damlacıkları.

-enchyma Doku.

end-, endo- İçinde, iç tarafında;

endoderm Bir hayvan embiryosunun en içteki dokusu.

endodermis İletim dokusunu kuşatan ve özellikle köklerde belirgin olan bir bitki dokusu; endodermis hücrelerinin tümü Kaspari şeritlerine sahiptir.

endokrin [Yun: *krinein* ayırmak] Hormon üreten kanalsız bezlerle ilgili.

endonükleaz Bir ekzonukleazın aksine yalnızca bir terminal grubu parçalayabilen. Nükleik asitlerdeki bağları parçalayan bir enzim. *Restriksiyon endonukleaz:* yalnızca özgün bazların içnideki bağları parçalayan bir enzim.

endoplazmik retikulum [Lat: *reticulum* ağ] Sitoplazmada

zara bağlı kanalların oluşturduğu bir sistem.

endosimbiyotik hipotezi Bazı ökaryotik organellerin -özellikle mitokondri ve kloroplastların- modern ökaryotların atalarında mutualistik olarak yerleşen ve serbest yaşayan prokaryotlardan kökenlendiğine ilişkin hipotez.

endositozis Hücre zarının, sonradan hücre içinde taşınacak olan hücre dışı maddeyi yakalayarak içe doğru bir veziküle dönüşecek olan bir iç girinti oluşturması; zarda girintinin oluşumu zardaki reseptörlerin hücre tarafından kullanılan özgün maddelere bağlanmasıyla başlar.

endoskeleton İç iskelet.

endosperm [Yun: *sperma* tohum] Tohumlardaki besin maddesi.

endotermik Termodinamikte, enerjinin absorblanması (endergonik). Fizyolojide, sıcak kanlı (homotermik).

enine kesit Bakınız kesit.

entropi Bir sistemde düzensizliğin ölçüsü.

enzim [Yun: *zymé* kalmış] Bir katalizör olarak iş gören bir bileşik, çoğunlukla protein.

epi- Üstünde, dış.

epidermis [Yun: *derma* cilt] Cildin dış kısmı ya da bir hayvanın vücut örtüsü.

epikotil Bir bitki embriyosunun kotiledonların bağlanma noktasının üzerindeki ekseninin bir bölümü.

epitelyum Hem dışsal hem de içsel olmak üzere, tüm serbest vücut yüzeylerinde örtü ya da astar oluşturan hayvansal bir doku.

epizom [Yun: *söma* vücut] Bazen sitoplazmadayken serbest, diğer zamanlarda ise bir kromozomla bütünleşmiş kalıtsal element.

eritrosit [Yun: *erythros* kırmızı] Bir kırmızı kan hücresi; yani hemoglobin içeren bir kırmızı kan hücresi.

eşey hücresi Bir eşeysel üreme hücresi; bir yumurta ya da sperm.

eşeye bağlı X kromozomu üzerinde yerleşmiş genlerle kalıtılan.

eşeysel dimorfizm [Dişi tavus kuşlarına göre, erkek tavusların kuyruk büyüklüklerindeki gibi]; bir türün iki eşeyi arasındaki morfolojik farklılık.

eşeysel seçilim Doğrudan eşleri cezbetmek ya da eş kazanmak için morfoloji ya da davranış yoluyla seçilim. Örneğin erkek eşeyli seçilimi yarışması, bir erkeğin dişilere ulaşma, baskınlık hiyerarşisinde daha yüksek bir yer kazanma ya da bir alana sahip olmak için kavga ve mücadeleleri kazanmasını sağlayan morfoloji ve davranış yoluyla seçilim. Dişi seçimine ilişkin eşeysel seçilim: Bir erkeğin bir dişiyi doğrudan cezbetmesini sağlayan dış görünüş ya da davranış.

eşitlik sabitesi Reaksiyonun, bu konsantrasyonlarda, değişiklik olmayıncaya kadar ilerlemesine izin verildikten sonra, bir reaksiyonun ürünlerinin reaktantlara oranı.

etki potansiyeli Potansiyele bakınız.

eu- [Yun. *eus* iyi] En tipik, gerçek.

evaginasyon [Lat: *vajina* kın] Dışa doğru katlanmış ya da çıkıntı yapan.

eversibl [Lat: *evertere* dışa dönmek] İç kısmını dışa doğru döndürebilen.

evrim [Lat: *evolutio* açılmak].

ex-, exo- Dışında, dış taraf; üretme.

fagositozis [Yun: *phagein* yemek] Bir hücre tarafından parçacıkların aktif olarak alınması.

faj Bakınız bakteriyofaj.

farklılaşma Bir hücrede, olgunlaşmamış yapıdan olgunlaşmış bir yapıya değişimi kapsayan gelişmeye ilişkin süreçler.

fauna Belirli bir bölgenin ya da dönemin hayvanları.

fenotip [Yun: *phainein* göstermek] Kalıtsal bir özelliğin fiziksel olarak belirmesi.

fermentasyon Glikolitik yol aracılığıyla karbonhidrattan alkol, laktik asit ya da benzer bileşiklerin üretilmesi.

feromon [Yun: *pherein* taşımak + hormon] Bir organizma tarafından salgılanan, kokularıyla aynı türlere ait diğer organizmaların davranış ya da fizyolojisini etkileyen bir madde.

fetus [Lat: *fetus* gebe] Bir embriyonun yumurta ya da rahmin içindeyken son gelişme evresi.

fiksasyon (1)Fotosentetik bitkiler tarafından CO_2'in karbon hidratlara dönüştürülmesi, azot fikse eden bakteriler tarafından ise N_2'nin daha karmaşık yapılar halinde bağlanmasında olduğu gibi, bir maddenin biyolojik olarak kullanılabilir yapıya dönüştürülmesi, (2) Mikroskobik inceleme için canlı dokuyu muamele etme süreci.

filogeni [Yun: *phyle* kabile] Bir organizmanın evrimsel geçmişi.

fitokrom Bitkilerde kırmızı ve uzak krımızı ışığa duyarlı bir protein pigmenti.

fizyoloji [Yun: *physis* doğa] Organizmaların yaşam süreçleri ve işlevleri ve bunların çalışılması.

flagellum [Lat: Kamçı] Bir hücrenin yüzeyindeki uzun tüysü hareketli bir organel.

flora Belirli bir bölgenin ya da dönemin bitkileri.

flöem [Yun: *phloios* kabuk] Bitkilerde organik maddeleri taşıyan bir iletim dokusu; iç kabuk.

folikül teşvik edici hormon (FSH) Dişilerin ovaryumunda foliküllerin büyümesini teşvik eden, erkeklerde ise seminifer tüplerini çalıştıran ön hipofizdeki bir gonadotrofik hormon.

folikül [Lat. *follis* çanta] Bir yumurtalıkta bir yumurta hüc-

resinin çevresindeki hücrelerin oluşturduğu örtü.

fosfogliseraldehit (PGAL) Hem fotosentez hem de glikoliziste önemli olan üç karbonlu fosforlanmış bir karbon.

fosfolipit Gliserol, yağ asitleri, bir fosfat grubu ve sıklıkla bir azotlu gruptan oluşmuş bir bileşik.

fosforilasyon Bir fosfat grubunun eklenmesi.

fotofosforilasyon Işık enerjisi ile, ADP'nin ATP'ye dönüştürülmesinde kullanıldığı işlem.

foton Işın enerjisinin bir birimi.

fotoperyodizma Bir organizmanın ışık ve karanlık koşullarının süre ve zamanlanmasına tepkisi.

fotosentez Ototrafların ışık enerjisi ile organik maddeleri sentezlemeleri.

FSH Bakınız folikül teşvik eden hormon.

gamet [Yun: *gameté* (s) kadın, eş, erkek eş] Gelişme başlamadan önce, çoğunlukla bu tür bir hücre ile birleşmesi gereken, eşeyli üreyen bir hücre ya da sperm.

gametofit [Yun: *phyton* bitki] Gamet oluşturabilen haployit bir bitki.

gangliyon [Yun: tümör] Nöronlardan oluşan bir grup hücreyi içeren bir yapı (çoğ. ganglia).

gastr-, gastro- [Yun: *gaster* karın].

gastrovasküler boşluk Besinleri vücudun her yanına taşıyan, dış tarafa yalnızca bir açıklığı bulunan, çoğunlukla dallanmış sindirim boşluğu.

gastrula İki tabakalı, daha sonra üç tabakalı hayvan embriyosunun evresi.

gastrülasyon Çoğunlukla hücrelerin kıvrılmasıyla, bir blastulayı bir gastrulaya dönüştüren işlem.

geçirgen [Lat: *permeare* geçmek] Bir membranın: içerisinden diğer maddelerin geçmesine izin veren.

gelişmiş Yeni, eski koşula benzemeyen.

-gen; -geny [Yun: *genos* doğum, ırk] Üretme; üreme, generasyon.

gen akışı Genlerin gametler aracılığıyla bir populasyonun bir bölümünden diğerine ya da bir populasyondan diğerine taşınması.

gen amplifikasyonu Belirli genlerin çoklu kopyalarını oluşturarak, fazla gereksinim duyulan bir ürünün (ribozomlar için rRNA gibi) hızlı sentezlenmesini sağlayan herhangi biri strateji.

gen düzenlenmesi Transkripsiyon hızının kontrol edilmesinde olduğu gibi, bir genin belirme hızının düzene sokulabildiği herhangi bir strateji.

gen [Yun: *genos*] Kalıtım birimi; çoğunlukla protein, tRNA ve rRNA gibi bazı ürünleri kodlayan bir DNA molekülünün bir bölümü.

genetik sürükleme Bir gen havuzunda seleksiyon, mutasyon ya da göç sonucu olmayıp, şansa bağlı olarak ortaya çıkan değişiklik.

genom Hücredeki toplam DNA, ökaryotlarda çekirdek ve organel kromozomları; prokaryotlarda ana kromozom, epizomlar ve plazmitler. Virüslerde ve viroyitlerde toplam DNA ya da RNA.

genotip Bir bireyin hücrelerinde ki özel gen kombinasyonu.

geri besleme Oluşturduğu etki ile bir kontrol mekanizması düzenleyen süreç. Pozitif geri besleme: bir depolarizasyonun bir etki potansiyeli başlamasındaki gibi, küçük bir etkinin giderek artması işlemi. Negatif geri besleme (ya da geri besleme engellenmesi): bir kontrol mekanizmasını koşulları eski haline döndürmek üzere aktifleştirildiği işlem.

giberellin Bir bitki hormonu. Bazı cüce bitkilerde gövde uzamasını sağlar.

glikojen [Yun: *glykys*] Hayvanlarda ana depo karbonhidratı olarak iş gören bir polisakkarit.

glikokaliks Bir hayvan hücresinin plazma membranının hemen dışında, protein ve karbonhidratlardan oluşan bir tabaka; genelde, proteinler membrana tutunmuş, karbonhidratlar ise proteinlere tutunmuş konumdadırlar.

glikolizis [Yun: *glykys*] Karbonhidratların anerobik olarak pirüvik asite parçalanması.

glukoz [Yun: *glyks* tatlı] Altı karbonlu bir şeker; hücre metabolizmasında ana rol oynar.

Golgi aygıtı Özellikle salgı ürünlerinin biriktirilmesi ve değişime uğratılmasında bir rol oynayan zarlardan oluşmuş hücre içi yapı.

gonadotropik Gonatları uyarıcı.

gonadotropin Gonatları uyarıcı bir hormon, bir gonadotrofik hormon.

gonatlar [Yun: *gonos* tohum] Testisler ya da ovaryumlar.

gram molekül Bakınız mol.

granum [Lat: dane] Bir kloroplastta fotosentetik membranların üst üste gelerek gruplaşması (çoğ. grana).

habit [Lat: *habitus* birikim] Biyolojide, bir organizmanın karakteristik yapısı ya da büyüme şekli.

habitat [Lat: *it* canlı] Belirli bir organizmanın normal olarak yaşadığı yerin çeşidi.

haliç Bir nehirin gelgitlerle etkilenecek kadar denize yakın olan bölümü.

haploit [Yun: *haploos* tek] Her bir kromozom tipinden yalnızca birine sahip olunması.

hem-, hemat-, hemo [Yun. *haima* kan] kan.

hematopoiesis [Yun: *poiesis* yapım] Kanın oluşumu.

hemoglobin Kanda oksijen taşınımında iş gören, demir içe-

ren kırmızı bir pigment.

hepatik [Yün: *hepar* karaciğer] Karaciğerle ilgili.

herbivor [Lat: *herba* geçim; *vorare* yutmak] Bitkileri yiyen.

Hertz Saniyede bir devire eşit bir (ses dalgalarınınki gibi) frekans birimi.

hetero [Yun: *heteros* diğer] Diğer, farklı.

heterogami [Yun: *gamos* evlilik] iki ya da fazla farklı tipte gametlerin oluşturduğu durum.

heterotrofik [Yun: *trophe*, besin] İnorganik ham maddelerden organik bileşikleri üretememesi nedeniyle, ortamdan organik bileşiklerin alınmasına gereksinim duyan.

heterozigot [Yun. *zygotos* evlenmiş] Belirli bir genin iki farklı alleline sahip olma durumu.

Hg [Lat: *hydrargyrum* civa] Civanın sembolü. Basınç, çoğunlukla mm Hg şeklinde ifade edilir -Uzunluğu milimetrelerle ölçülen bir civa sütununun yarattığı basınç (0°C de, 1 mm Hg = 133.3 newton/ metrekare].

hibrit Evrimsel biyolojide, iki tür arasındaki bir melez. Genetikte, iki genetik tip arasındaki bir melez.

hidrasyon Elektriksel olarak yüklü bir parçacığın çevresinde bir su küresinin oluşması.

hidrofilik Su ya da diğer polar moleküllerle hidrojen bağı oluşturan çözeltiye kolaylıkla giren.

hidrofobik Ne iyonik ne de polar olmayışı nedeniyle suda çözünmeyen moleküller ile çözeltiye giremeyen.

hidrojen bağı Genellikle en azından birinin, bir hidrojen atomunun elektronca daha negatif bir atoma bağlanmasından oluşan iki polar molekül; elektrostatik olarak birbirlerini çektiklerinde oluşan zayıf bir kimyasal bağ.

hidrokarbon Yalnızca karbon ve hidrojenden yapılmış herhangi bir bileşik.

hidroksil iyonu OH^- iyonu.

hidroliz [Yun. *lysis* kaybetme] Suyun katılımı sonucu bir molekülün koparak ayrılması.

hidrostatik Basınç ve akışkanların eşitliği ile ilgili olma.

hif [Yun: *hyphe* zincir] Bir mantar ipliği.

hilum Kan damarları, sinirler ve kanalların bir organa girdiği yer.

hipertonik Bir çözeltinin (ya da kolloyidal süspansiyon): seçici geçirgen bir zar ile ayrıldığı bir referans çözeltiden (ya da kolloyidal çözeltiden) su alma eğilimi - çünkü o çoğunlukla referans çözeltiden daha yüksek bir ozmotik konsantrasyona sahiptir.

hipertrofi [Yun: *trophe* besin] Anormal uzama, aşırı büyüme.

hipofiz Omurgalılarda beynin yakınında bulunan bir endokrin bez; diğer endokrin bezlerini işlevlerini düzenleyen hormonlar salgıladığından ana bir bez olarak bilinir.

hipokotil Bir bitki embriyosunun kotiledonların bağlanma noktasının altındaki eksen kısmı; gövde ve kökün kaidesini oluşturur.

hipotalamus [Yun: *thalamus* iç odacık] Omurgalılarda otonom sinir sisteminin önemli merkezlerini ve duyu merkezlerini içeren, ön beyinin arka kısmı.

hipotonik Bir çözeltinin (ya da kolloyidal süspansiyonun) seçici geçirgen bir zarla ayrıldığı bir referans çözeltiye (ya da kolloyidal süspansiyon) su kaybetme eğilimi - bunun nedeni çoğunlukla çözeltinin ozmotik konsantrasyonunun referans çözeltininkinden daha az olmasıdır.

hist- [Yun: *histos* zincir] Doku.

histoloji Organizmaların dokularının yapı ve düzenlenmesi; bunların çalışılması.

histon Ökaryotik kromozomların yapısal elementleri olarak iş gören ana bir protein sınıfı.

hiydr- hydro- [Yun: *hydör* su] Su, sıvı; hidrojen.

homeo-, homo- [Yun: *homois* onun gibi] Onun gibi, benzer.

homeostasis Bir organizmada fizyolojik ve psikolojik kararlılığın sürdürülmesi yönündeki eğilim.

homeotermik [Yun. *therme* ısı] Vücut sıcıklığını kendisi düzenleyebilen; sıcak kanlı, endotermik.

homolog Kromozomlar için: aynı karakterlerden sorumlu genleri taşıyan kromozomlar, farklı organizmalardaki karakterler için: ortak bir atadan kalıtılmış karakter.

homozigot [Yun: *zygötos* evlenmiş] Belirli bir genin aynı alelinden iki kopyaya sahip olan.

hormon [Yun: *hormon* harekete getirmek] Vücudun bir kısmından salgılanarak diğer kısmını etkileyen kimyasal bir kontrol.

hortum [Yun: *boskein* beslemek] Uzun bir burun; bir filin hortumu. Omurgalılarda, çoğunlukla beslenmede iş gören ağızın içinde ya da yakınında oluşan uzun, bazen tersine dönebilen oluşum.

hücre döngüsü Mitozla başlayıp mitozla biten hücresel olaylar döngüsü.

hücre özsuyu Bakınız özsu.

hyper- Fazla, pek çok; daha fazla.

hypo- Altında, daha aşağıda, az.

ırk Bir alt tür.

ışınsal simetri Vücut kısımlarının, bir düzlemin iki yanından ziyade merkeze bir eksen çevresinde düzenli olarak sıralandığı (hayvanlarda ağız-anüs ekseninde uzanan) bir simetri tipi.

içgüdü Davranışa rehberlik eden ve yönlendiren, kalıtılabilir, genetiksel olarak belirlenmiş sinir devresi.

iğ ipliği Kromozomların mitoz ve mayozda bağlandığı ipliksi mikrotübüler yapı.

iletim dokusu [Lat: *vasculum* küçük damar] Bitkilerde ksilem ve flöem, hayvanlarda ise kan ve lenf gibi iç taşıma ile ilgili doku.

impirinting Bir hayvanın belirli kritik bir peryotta belirgin bir odül olmaksızın bir objeyi, bireyi ya da yeri tanımayı öğrendiği bir çeşit çağrışımla öğrenme; geri döndürülmesi zor ya da olanaksız olduğundan sınırsız sürdürülen diğer çağrışım öğrenmelerinden ayrılmıştır.

in situ [Lat: yerinde] Doğal ya da orijinal pozisyonunda.

in vitro [Lat: cam kabın içinde] Canlı organizmada değil, laboratuavarda.

in vivo [Lat: canlının içinde] Canlı organizmalarda.

inorganik bileşik Karbona dayalı olmayan bir kimyasal bileşik.

insülin [Lat: *insula* ada] Karbonhidrat metabolizmasını, özellikle de glukozun glikojene dönüşümünün düzenlenmesine yardım eden pankreastaki b (beta) adacık hücreleri tarafından üretilen bir hormon.

integüment [Lat: *integere* örtmek] Manto, cilt, kabuk ya da diğer koruyucu bir doku.

inter- Arasında (örn; iki ya da daha fazla tür arasındaki, interspesifik).

İnternöron Algılayıcı bir nöron (algılama bilgisini alan) ve motor nöronundan (bir kasın üzerinde birleşen) ayrımlandığı gibi, diğer nöronlardan ve sinapslardan bilgi alan bir nöron.

intra- İçinde (örn., tek bir türün içinde, tür içi).

intrinsik İçten gelen; temel kısımdan kaynaklanan intrinsik izolasyon mekanizmalarında olduğu gibi.

intron Ekzonlar arasında uzanan ve RNA işlevsel olmadan önce uzaklaştırılan primer bir transkriptin (ve bir genin karşılıklı gelen parçası) bir bölümü.

invagine olmuş [Lat: *vagina* kın] İçe doğru katlanmış ya da girinti yapmış.

invertabrat [Lat: *vertebra* birleşmiş] Omurgası bulunmaması nedeniyle kemiksiz bir hayvan.

iso- Eşit, tek düze.

iyon bağı Birbirine zıt yüklü iyonlar arasında elektrostatik çekim tarafından oluşturulan bir kimyasal bağ.

iyon Elektriksel olarak yüklü atom.

izogami [Yun: *gamos* evlilik] Erkek ve dişi arasında ayrım olmaksızın, yalnızca tek tip gametin üretildiği durum.

izolasyon mekanizması Türler arasında coğrafik bir engel gibi ekstrinsik ya da yapısal ya da davranış uymazlığı gibi intrinsik, türler arası birleşme engeli.

izotonik Bir çözeltinin seçici bir zarla bir referans çözeltiden (ya da kalloyidal süspansiyondan) ayrıldığında ne su kazanma, ne de kaybetme eğilimi - bunun nedeni çözeltinin ozmotik konsantrasyonunun referans çözeltininkiyle aynı olmasıdır.

izotop [Yun: *topos* yer] Çekirdeğindeki nötron sayısının farklı olması nedeniyle aynı elementin bir atomunun diğer atomdan farklı olması.

jel İçerisinde, asılı parçacıkların nispeten düzgün düzenlendiği kolloyit; tersi. sol

jeneratör potansiyeli Bakınız potansiyel.

kabuk [Lat: *cortex* kabuk] Odunlu bitkilerin yaşlı gövdelerinin ve köklerinin dış yüzeylerinde oluşan kabuk kambiyumundan türemiş, suya geçirimsiz bir doku.

kalburlu boru Floemdeki iletici bir hücre.

kalori [Lat: *calor* ısı] Bir gram saf suyun sıcaklığını 14.5'tan 15.5 °C'ye, bir derece arttırmak için gerekli ısı enerjisinin miktarı. Diyetisyenlerin kalorisi 1000 kalori ya da bir kilokaloridir.

kambiyum [Lat: *cambiare* değiştirmek] İletim demetli bitkilerdeki ana yanal meristem.

kanal Bakınız membran kanalı.

kapilarite [Lat: *capillus* tüy] Hidrofilik yüzeye sahip dar tüplerde akışkan sıvıların yükselme eğilimleri.

kapiler [Lat: *Capillus*] Kan ve doku arasında madde alışverişinin gerçekleştiği bir hücre kalınlığındaki küçük bir kan damarı; arterlerden kanı alarak onu damarlara taşır. Ayrıca lenf sistemindeki benzer bir damar.

karakter Bir organizmanın herhangi bir yapısı, işlevsel niteliği, davranış ya da diğer özelliği.

karakter değişimi Aralarındaki rekabet ve/ya da melezlenmeyi minimuma indiren, simpatrik tür özelliklerindeki hızlı divergent evrim.

karboksil grup Organik asitlerin karekteristik –COOH grubu.

karbon fiksasyonu CO_2'in başlıca glukoz olmak üzere organik bileşiklere bağlanma işlemi; enerji genellikle fotofosforilasyonla üretilen ATP ve NADPre den gelir ve bu enerjinin kullanıldığı metabolik işlem genellikle Kalvin Döngüsüdür.

karbonhidrat Her bir karbona karşı yaklaşık iki hidrojen ve bir oksijen içeren karbon, hidrojen ve oksijenden oluşan bir organik bileşik sınıfı.

kardiyak [Yun: *kardia* kalp] Kalple ilgili.

karnivor [Lat: *carnis* et; *vorare* yutmak] Hayvanlarla beslenen bir organizma.

karotenoyit [Lat: *carota* havuç] Bitkilerde, plastitlerde bulunan kırmızı, turuncu ve sarı herhangi bir yardımcı pigment grubu.

karşılıklı akım alışverişi İçerisinde, iki akımın, bir zarın he-

riki yanına, birbirine zıt yönlerde birbirlerinin içine geçerek aralarındaki bir membrandan maddelerin alış verişlerinin olanaklaştırılması. Gaz değişiminde solungaçlar ve derişimi artmış idrar üretiminde ise böbrekler karşılıklı akım alışverişinin olduğu iki bölgedir.

karşılıklı alturizm Bakınız alturizm.

kartilaj Hücreler arası matriksi kauçukumsu olan bağ dokunun yoğun ipliksi özelleşmiş bir tipi.

kas [Lat: *mucsulus* kas] Hayvanlarda kasılabilir bir doku.

Kaspari şeridi Bitkilerde endodermis hücrelerinin radiyal ve teğetsel çeperlerinde suya geçirimsiz bir kalınlaşma.

katabolizma [Yun. *katabolé* aşağıya düşen] Canlıların besinden enerji elde ettikleri metabolik parçalama şekli.

katalist Kataliz oluşturan bir madde.

kataliz [Yun: *katalyein* parçalamak] Reaksiyonla kendisi kalıcı olarak değişmeyen bir madde tarafından bir kimyasal reaksiyonun hızlandırılması.

katyon Pozitif yüklü bir iyon.

kaudal [Lat: *cauda* kuyruk] Kuyrukla ilgili.

kemiozmotik gradiyent Mitokondriler ve kloroplastlarda elektron taşınım zincirleri tarafından üretilen bütünleşmiş elektrostatik ve ozmotik konsantrasyon gradiyenti; bu gradiyenteki enerji büyük ölçüde ATP sentezinde kullanılır.

kemosentez İnorganik moleküllerden sağlanan enerji ile ototroflar tarafından organik maddelerin sentezlenmesi.

Kesit Enine kesit: uzun eksene dik açıda kesit. Boyuna kesit: Uzun eksene paralel kesit. Işınsal kesit: Bir yarıçap boyunca uzunlamasına kesit. Sagittal kesit: Bilateral simetrili bir hayvanın orta hattı boyunca uzunlamasına dikey kesit.

kilo- Bin.

kin-, kino- [Yun: *kinema* hareket] Hareket, faaliyet.

kinaz Bir substratın ATP ile fosforilasyonunu katalize eden bir enzim.

kist [Yun: *kystis* kese, çanta] (1) kese benzeri anormal büyüme. (2) bazı organizmaların kendi çevrelerine salgıladıkları ve dinlenme evresinde onları koruyan kapsül.

kitin [Yun. *chitön* gömlek] Böceklerin, kabuklu deniz hayvanlarının ve diğer omurgasızların sert dış kabuğunu oluşturan polisakkarit; ayrıca mantarların hücre çeperlerinde bulunur.

klasik koşullandırma Bakınız koşulllandırma.

klimaks (ekolojik) Ekolojik süksesyonlar ile ulaşılmış nispeten kararlı bir evre.

klin [Yun: *klinein* dayanmak] Bir türün bir karakterinde, coğrafya ile korelasyon sağlamış göreceli varyasyon.

klon [Yun: *klön* sürgün] Tek bir atadan eşeysiz olarak türemiş, dolayısıyla kalıtsal olarak özdeş bir hücre ya da organizma grubu.

klorofil [Yun: *chloros* yeşilimsi sarı; *phyllon* yaprak] Bitkilerde fotosentez için gerekli yeşil pigment.

kloroplast Klorofil içeren bir plastit.

kodon Bir amino asidi ya da translasyonu sonlandırmak için bir bilgiyi belirleyen, üç nukleotit uzunluğundaki kalıtım kodlayan birim.

koenzim Bir enzimin katalitik etkisi için gerekli olan ve yardımcı rol oynayan protein yapısında olmayan organik bir molekül.

koevolüsyon Birbirine bağımlı olarak iki organizmanın birlikte evrinmesi.

koku alma [Lat: *olfacere* koklamak] Koku duyusu.

koleoptil [Yun. *koleon* kılıf, *ptilon* deri] Çimlerin genç gövdelerini kuşatan bir kılıf.

kollajen İpliksi bir protein, memelilerde en bol bulunan protein.

kollenkima [Yun. *kolla* tutkal] Bitkilerde, çoğunlukla hücre çeperlerinin köşelerinde kalınlaşma görülen destek doku.

kolloid Gerçek bir çözeltidekinden daha büyük olmasına karşın, çökmeyen kararlı bir partikül süspansiyonu

kolon Kalın bağırsak.

komensalizm [Lat. *mensa* masa] Bir tarafın yarar, diğerinin ise ne yarar ne de zarar gördüğü bir simbiyotik ilişki.

kommünite Ekolojide, belirli bir bölgede yaşayan tüm populasyonlardan oluşmuş bir birim.

konformasyon (bir proteinin) [Lat: *conformatio* simetrik oluşum] Bir proteinin polipoptit zincirlerinin halka yapmasına (sekonder yapı), katlanmasına (tersiyer yapı) ve- eğer birden fazla zincir varsa- birbirine uygunluk göstermesine (kuvaterner yapı) göre üç boyutlu şekli

konjugasyon [Lat. *jugare* katılmak, evlenmek] İki organizma (örn. bakteriler algler) arasında sitoplazmik bir köprü ile genetik rekombinasyon işlemi.

kontraktil vakuol Bazı hücrelerde hücreiçi sıvıları kasılmayla dışarı veren, salgı ve/ya da ozmotik düzenleyici vakuol.

korpus luteum [Lat: sarı yapı] Östrojen ve progesteron salgılayan (çoğ. corpora lutea), yumurtlamadan sonra foliküldnen oluşan ovaryumdaki sarımtırak yapı.

korteks [Lat: kabuk] Bitkilerde, gövdelerin ve köklerin epidermisi ve merkezi silindiri arasındaki doku. Hayvanlarda, serebral korteks, adrenal korteks vd. Gibi bazı organların kabuk benzeri dış dokuları.

koşullandırma Birlikte öğrenme. Klasik koşullandırma: Doğuştan tanımlanan bir uyarı ile yeni bir uyarının birlikteliği. Operant şartlandırma: Ödül ya da cezalandırmanın bir sonucu olarak yeni bir davranış öğrenilmesi; deneme ve yanılarak öğrenme.

kotiledon [Yun: *kotylé* tas] Bir tohum yaprağı, bir bitki emb-

riyosunun besini parçalayan ve biriktiren kısmı.

kovalent bağ Bir elektron çiftinin paylaşılmasından sonuçlanan kimyasal bir bağ.

kriptik [Yun. *kryptos* gizlenmiş] Gizlemek.

kromatin Ökaryotik çekirdek koromozomunu oluşturan DNA ve protein (genellikle nukleozom özleri şeklindeki histonlar) karışımı.

kromatit Tek bir kromozom ipliği.

kromotografi Ortamda adsorbsiyonla maddeleri ayırma işlemi.

kromozom [Yun: *söma* vücut] Genleriyle birlikte, hücre çekirdeğinde (ya da nukleoyit), mitokondrilerde ve kloroplastlardaki ipliksi bir yapı.

krosingover İki homolog kromozom arasında parça değişimi.

ksilem [Yun: xylon odun] Su ve çözünmüş mineralleri bitkinin içinde yukarı doğru taşıyan bir iletim dokusu.

kutikula [Lat. *cutis* cilt] Yaprakların, böceklerin, vs.nin dış yüzeyinde çoğunluk mumla örtülü bir tabaka.

küf Pamuk ya da post şeklinde büyüme gösteren birçok mantardan herhangi biri.

laktik asit Hayvanlarda ve bazı mikroorganizmalarda üretilen fermentasyonla üç karbonlu organik asit.

lambert Metrik sistemde, bir ışık kaynağının parlaklık birimi; yaklaşık 299 lüks'e eşit.

lamel [Lat: ince plak] İnce tabak benzeri yapı; Hücreler arasındaki zarda oldukça serttir.

larva [Lat: hayalet, maske] Erginleşmek için temel değişim geçiren bazı hayvanların olgunşamamış hali.

lateral Yan ile ilgili.

lenf [Lat: *lympha* su] Doku sıvısından türeyen ve özel lenf damarlarında kana taşınan bir sıvı.

lenfosit Yabancı bir antijenin varlığına tepki gösteren beyaz bir kan hücresi. B lenfosit: bir antijenin uyarısına bağlı olarak antikor salgılayan bir hücre. T lenfosit enfekte olmuş hücrelere saldıran ve B lenfositlerin aktivitesini hafifleştiren bir hücre.

lentisel [Lat: *Lenticella* küçük mercimek] İçinden gazların geçebildiği odunsu bir gövdenin peridermindeki delikli bir bölge.

LH Bakınız luteinleştirici hormon

ligament [Lat: *ligare* bağlanmak] Bir eklemde iki kemiği bağlayan bir bağ doku tipi.

ligaz DNA ve RNA da birbirine bitişik nukleotitler arasında bağları katalize eden bir enzim.

lignin [Lat: *lignum* odun] Selülozu sertleştirerek daha kırılgan hale getiren bir organik bileşik.

lip- [Yun: *lipos* yağ] Yağ ya da yağsı.

lipaz Yağ parçalayan bir enzim.

lipit Suda çözünmeyip, ancak eterlerde ve alkolde çözünebilen bir dizi bileşiğin herhangi biri; katı yağları, sıvı yağları, fosfolipitleri ve steroyitleri kapsar.

lizogenik Bakterilerin ayrıştırabilen bakteriyofajı taşıma, yani, diğer bakteri hücrelerini parçalama.

lizozom Sindirim enzimlerini biriktiren hücre içi bir organel.

lokus [Lat: yer] Genetikte, bir kromozom üzerinde özel bir yerleşim, dolayısıyla çoğunlukla genlerle eş anlamlı kullanılır (çoğ: loki).

lökosit [Yun: *lukos* beyaz] Beyaz bir kan hücresi; bakınız lenfosit, makrofaj.

luteinleştirci hormon (LH) Bir folikülün korpus luteuma dönüşümünü ve korpus luteum tarafından progesteronun salgılanmasını teşvik eden sümüksü bir hormon; ayrıca, testisler tarafından eşey hormonunun salgılanmasını teşvik eder.

lüks Işıklandırma birimi, bir adım uzaklıktaki standart bir mum tarafından üretilen bir yüzey ışıklandırması.

lümen [Lat: ışık, açıklık] Bir tüp ya da kese içindeki boşluk ya da oyuk.

-lysis, lyso [Yun: *lysis* gevşetme] Gevşetme, ayrışma.

makro- İri, büyük.

makrofaj Devirsel antikorlara bağlı maddeleri - özellikle virüsleri, bakterileri ve toksin kümelerini - sindiren fagositik bir beyaz hücre.

Malpigi tüpü Böceklerde ve diğer bazı eklembacaklılarda sindirim sistemindeki bir boşaltım salgı çıkıntısı.

mast hücresi Bağışıklık tepkisinin bir parçası olarak histamin ve diğer lokal kimyasal aracılar için özelleşmiş olan hücreler.

matriks [Lat: *mater* ana] İçerisinde bazı şeylerin gömülü olduğu bir kütle; örneğin, bir dokunun hücreler arası maddesi.

mayoz [Yun: *meiosis* eksiltme] Kromozom sayısının yarıya indiği çekirdek bölünmesi işlemi.

medulla [Lat: *öz*, iç kısım] Bir organın iç kısmı, yani adrenal medulla. (2) *medulla oblongata*, omurgalıların arka beyinlerinin omirilikle bağlantılı kısmı.

medüz Bir sölenterin yaşam döngüsünde serbest yüzme evresi.

mega- Büyük.

megaspor Bir dişi bitkiyi oluşturacak olan bir spor.

membran Hücreleri ve organelleri kuşatan, başlıca iki fosfolipit tabakasından oluşan bir yapı.

membran kanalı Bir zarda belirli moleküllerin geçebildiği bir delik.

membran pompası Maddelerin bir zardan ozmotik konsantrasyonlarına ya da elektrostatik gradiyentlerine karşı bir zardan geçirmek için çoğunlukla ATP enerjisini kullanan bir permeaz.

meristematik doku [Yun: *meristos* bölünebilir] Mitoz bölenme ile yeni hücrelerin üretiminde iş gören bir bitki dokusu.

merkezi sinir sistemi İnternöronları içeren ve sinir sisteminin geri kalan kısmı üzerinde kontrol sağlayan sinir sisteminin bir bölümü. Omurgalılarda beyin ve omurilik.

meta- Gerideki, sonra.

metabolizma [Yun: *metabole* değişim] Moleküllerin, enerjinin serbest kalmasını sağlayacak şekilde parçalanması (katabolizma) ve karmaşık moleküllerin ve yeni protoplazmanın sentezi (anabolizma) dahil, bir hücre içindeki (ya da tam bir organizmada) tüm kimyasal reaksiyonlar.

metamorfoz [Yun: *morphe* şekil] Erginleşmemiş bir hayvanın bir ergine dönüşümü. Daha genetiksel olarak, bir organ ya da yapının oluşumundaki değişiklik.

meyva Olgun bir ovaryum ya da ovaryum topluluğu (bazen ovaryuma bağlı olarak ek yapılarla birlikte).

mezo- Orta.

mezoderm Bir hayvan embriyosunun orta doku tabakası.

mezofil [Yun: *phyllon* yaprak] Bir yaprağın orta kısmındaki parankimatik doku tabakaları.

mikro- Küçük. Milyonda bir ölçeğindeki bir ölçü birimi.

mikrofilament Çoğunlukla aktin proteininden oluşan, uzun, ince bir yapı; mikrofilamentler kaslarda olduğu gibi, miyosin ipliklerine bağlandıklarında, harekete dahil olurlar.

mikroorganizma Özellikle bakteri, virüs ya da protozoa dan oluşan mikroskobik bir organizma gurubuna verilen ad.

mikrospor Erkek bir bitkiyi oluşturacak olan bir spor.

mikrotübül Tübülün proteininden oluşan uzun, içi boş yapı; sillerde, ökaryotik kamçıda, bazal cisim/sentriyollerde ve sitoplazmada bulunur.

milli- Bin.

mineral Biyolojide, su hariç, doğal olarak oluşan herhangi bir inorganik madde.

miselyum [Yun: *mykes* mantar] Bir mantarın vücudunu oluşturan bir hif kütlesi.

mitokondri [Yun: *mitos* iplik; *chondrion* küçük dane] Aerobik solunumun gerçekleştiği hücre içi organel.

mitoz Dört evrede tamamlanır ve böylece kalıtım materyali iki kardeş hücreye dağılır.

mitoz [Yun: *mitoz*] İp iplikleri boyunca kromozomların karmaşık hareketleri sonucunda ana çekirdekteki ile aynı -sayıda kromozoma sahip iki yeni çekirdek bölünmesi.

modülatör Bir allosterik enzimin alternatif şekillerinden birinin kararlı hale getirilmesini kontrol eden bir kimyasal madde.

mol Sayısal olarak maddenin moleküler ağırlığına eşit, ağırlığı gram cinsinden olan madde miktarı. Bir maddenin bir mol maddesinde, o maddeden $6.023x10^{23}$ molekül bulunur; dolayısıyla bir mol madde herhangi bir diğer maddenin molü ile daima aynı sayıda molekül içerir.

molekül Birbirine bağlı iki ya da daha fazla atomdan oluşan kimyasal bir birim.

moleküler ağırlık Bir molekülün, onu oluşturan atomların atom ağırlıklarının toplamı olarak hesaplanan ağırlığı.

mono- Bir.

morfogenezis Bir organizmada şekil ve özelliğin oluşumu.

morfoloji Organizmaların ya da organizma kısımlarının şekil ve yapısı.

morp, morpho [Yun: *morphé* şekil] şekil, yapı.

motivasyon Bir hayvanın davranışının doğrudan nedeni olan içsel bir durum; sürmek.

motor nöronu Bir effektör üzerinde birleşen ve kontrol eden, merkezi sisteminden ayrılan bir nöron.

motor programı Ya doğuştan (yutma hareketinde olduğu gibi) ya da öğrenmeyle (konuşmadaki gibi), bir birim olarak gerçekleşen, koordine edilmiş nispeten kendiliğinden oluşan kas hareketleri dizisi.

mukoza Mukus salgılayan herhangi bir zar (ince bir koruyucu tabaka), örneğin mide ve bağırsağı örten zar.

mutasyon [Lat: *mutatio* değişme] kalıtım maddesi ile dölden döle geçebilen herhangi bir değişiklik.

mutualizm Her iki tarafın yarar gördüğü bir simbiyotik ilişki.

myo- [Yun: *mys* kas] Kas.

NAD Bakınız nikotinamit adenin dinükleotit.

NADP Bakınız nikotinamit adenin dinükleotit fosfat.

nano- [Lat: *nanus* cüce] Bir milyar.

navigasyon Bir amaca doğru hareketin başlatılması ve/ya da sürdürülmesi.

nefridyum Ucu açık bir huni ve bir tüpten oluşan bir boşaltım organı, halkalısolucanlarda olduğu gibi, birçok omurgasızda bulunur.

nefron Bir omurgalı böbreğinde, Bowman kapsülü, kıvrıntılı tüp ve Henle kulpundan oluşan işlevsel birim.

negatif geri besleme Bakınız geri besleme.

nematosit [Yun: *nema* iplik; *kystis* çanta] Sölenterlerde haşlamak ya da sokmak için özelleşmiş bir kapsül.

neo- Yeni.

neokorteks Memelilerde göreceli olarak daha sonra evrimleşmiş beyin korteksinin bölümü; yüksek primatlarda, çoğunlukla büyük ölçüde genişlemiş olup, beynin diğer kısımları üzerinde baskınlık oluşturur.

nephr- [Yun: *nephros* böbrek] Böbrek.

nikotinamit adenin dinükleotit (NAD) Solunumda bir elektron alıcısı olarak iş gören bir organik bileşik.

nikotinamit adenin dinükleotit fosfat (NADP) Bir elektron alıcısı olarak iş gören, örneğin biyosentezlerde, bir organik bileşik.

nimf [Yun: *nymphé* gelin] Yarı başkalaşım geçiren böceğin erginleşmemiş evresi.

niş Bir organizmanın ekosistemdeki işlevsel rolü ve yeri; bir hayvan için yalnızca ne yediği değil, besinini ne zaman, nerede ve nasıl elde ettiği, nerede yaşadığı vs. dahil bir organizmanın yaşamını sürdürme şekli.

nişasta İletim demetli bitkilerin ana depo ürünü, bir glukoz polimeri.

nodyum (bitkilerin) [Lat: *nodus* düğüm] Gövde üzerinde bir yaprak ya da tomurcuğun bağlandığı nokta.

nonhomolog Kromozomlar için: aynı genleri taşımayan, bu nedenle de mayoz sırasında çift oluşturmayan iki kromozom.

notokort [Yun: *notos* arka; *chordé* ip] aşağı omurgalılarda ve yüksek omurgalıların embriyolarında sinir kordonunun tam ventralinde uzunlamasına uzanan esneyebilir destek çubuğu.

nöron [Yun: sinir, kiriş] Bir sinir hücresi.

nötron Kütlesi yaklaşık protonunkine eşit olan, elektriksel olarak nötr bir subatomik parçacık.

nukleoid Bir prokaryotik hücrede kromozomun bulunduğu bir zar ile kuşatılmamış bölge.

nukleolus Çoğunlukla kromozomlardan birine bağlanmış, çekirdek içindeki yoğun bir cisim; belirli rRNA çeşidini kodlayan genlerin çoklu kopyalardan oluşmuştur.

nükleik asit Nükleotit polimerlerinden oluşan ve kalıtsal özelliklerin geçirilmesinde, protein sentezinde ve hücresel aktivitelerin kontrolünde iş gören bazı organik asitlerden herhangi biri.

nükleotit Bir pürin ya da pirimidin bağlı, bir fosfat grubuna sahip beş karbonlu bir şekerden oluşan bir kimyasal yapı; nükleik asitlerin yapı taşı.

nükleozom Birkaç histon proteinin meydana getirdiği "makara" şeklindeki yapının etrafına, kromozomal DNA'nın sarılmasıyla oluşan kompleks.

odunsu dikot Bakınız dikot.

oksidasyon Bir maddeden elektronların ayrılması sonucu enerjinin serbest kalmasını sağlayan işlem; biyolojik sistemlerde, genel olarak, hidrojenin uzaklaştırılmasıyla (ya da bazen oksijenin katılmasıyla).

omnivor [Lat: *omnis* tüm; *vorare* yutmak] Hem bitki hem de hayvan olmak üzere, çeşitli besinleri yiyen.

onkogen Kansere yol açan biyokimyasal değişikliklerden birine neden olan bir gen.

ontogeni [Yun: ön olma] Bir organizmanın gelişim süreci.

oo- [Yun: öion yumurta] Yumurta.

oogami Dişi gametlerin büyük ve hareketsiz yumurta hücrelerinden oluştuğu bir tip heterogami.

oogonium Bir tallofit bitkinin örtülmemiş dişi üreme organı.

operatör Bir kontrol maddesinin bağlanabilmesi nedeniyle transkripsiyon hızını değiştiren bir DNA bölgesi.

oral [Lat: *oris* ağızın] Ağızla ilgili.

organ [Yun: *organon eşya*] Çoğunlukla yapısal ve işlevsel bir birim halinde gruplaşan, vücudun bir kaç dokudan oluşmuş bir bölgesi.

organel Hücre içinde görevi ve yapısı belirlenmiş bir yapı.

organik bileşik Karbon içeren bir kimyasal bileşik.

organizma Canlı bir birey.

orta lamel Birbirlerine bitişik bitki hücrelerinin çeperleri arasında biriken bir madde tabakası.

otonom sinir sistemi Omurgalılar da iç organların sinirlerin dahil olduğu normal olarak doğrudan iradenin kontrolu altında olmayan motor nöronlarını kapsayan sinir sisteminin bir parçası.

ototrofik [Yun. *trophé* besin] İnorganik ham maddelerden organik besinleri yapabilen.

otozom [Yun. *soma* vücut] Bir eşey kromozomunun dışındaki herhangi bir kromozom.

otsu dikotil Bakınız dikotil.

otsu [Lat: *herbaceus* çimsi] Yumuşak ve sukkulent kalın bir gövdeye sahip olan; odunsu olmayan

ov-, ovi- [Lat: *ovum* yumurta] Yumurta.

ovaryum Yumurta hücresini üreten dişi üreme organı.

ovul Bitkilerde döllenmeden sonra bir tohum oluşturan, bir integüment, sporangiyum ve megagametofitten oluşmuş bir yapı.

ovulasyon Bir yumurtanın ovaryumdan serbest bırakılması.

ovum Olgun bir yumurta hücresi (çoğ. ova).

ozmol Ozmotik konsantrasyon ölçümü: bir litre çözücü başına, ozmotik olarak aktif parçacıkların toplam molekül sayısı.

ozmoregülasyon Dış ortamdaki değişikliklere rağmen ozmotik konsantrasyonlarının vücut sıvılarını nispeten sabit

tutacak şekilde düzenlenmesi.

ozmotik basınç Seçici geçirgen bir zar ile sudan ayrılmış bir çözelti ya da kolloyidi saf su ile eşitlik halinde tutmak için oluşturulması gereken basınç; dolayısıyla, çözelti ya da kolloyidin su alma eğiliminin bir ölçüsü.

ozmotik potansiyel Bir çözelti ya da kolloyitteki su moleküllerinin sabit sıcaklık ve basınç koşullarında serbest enerjisi; ozmotik olarak aktif partiküllerin oranı arttıkça bu serbest enerji azaldığından çözelti ya da kolloyidin su kaybetme eğiliminin bir ölçüsü.

ozmozis [Yun: *osmos* itmek] Bir sıvının seçici geçirgen bir zardan (biyolojide, çoğunlukla su) hareketi

ökaryotik hücre Bakteriler hariç, tüm organizmalar için karakteristik olan, belirgin bir zarla çevrili çekirdek içeren bir hücre.

öksin [Yun. *auxein* büyümek] Hücre uzamasını arttıran, herhangi bir bitkisel hormona

östrojen döngüsü [Lat: *oestrus*] Gelişmiş primatlar hariç, dişi memelilerde üreme ile ilgili birbirini izleyen bir dizi fizyolojik ve davranış değişikliği.

östrojen [Lat: *oestrus* coşkunluk] Omurgalılarda dişi eşey hormanlarından herhangi biri

öz Ksilemden daha içerde, bir gövdenin (nadiren bir kökün) merkezinde yerleşmiş olan bir doku (genellikle parankima).

öz suyu Ksilemde taşınan su ve çözünmüş maddeler; daha seyrek olarak, flöemde taşınan çözeltiler. Hücre öz suyu, bir hücre vakuolünün akışkan içeriği.

özelleşme Özel bir yaşam şekline ve işlevine uyum sağlama.

özellik dedektörü Özgül bir olaya, örneğin, dikey doğrultuda hareket eden bir noktaya yanıt veren sinir sistemindeki bir devre.

özofagus [Yun: *phagein* yemek] Bir sindirim sisteminin ön kısmı; memelilerde yutaktan mideye kadar uzanır.

pankreas Omurgalılarda, duedonuma sindirim enzimleri salgılayan ve ayrıca hormon üreten mide yakınındaki büyük bir salgı organı.

papil Küçük meme benzeri bir kabarcık.

para- Yanında.

parapodyum [Yun: *podion* küçük ayak] Poliket solucanların segmental olarak dizilmiş yanal çıkıntı çiftlerinden biri.

parasimpatetik sinir sistemi Otonom sinir sisteminin iki bölümünden biri.

paratiroid Omurgalılarda tiroyit bezinin yanında bulunan küçük endokrin bez.

parazitizm [Yun: *parasitos* başka biriyle beslenme] Birinin diğerinden yarar sağladığı bir simbiyotik ilişki.

parenkima İnce çeperli, gevşek paketlenmiş, nispeten özelleşmemiş hücrelerden oluşmuş bitki dokusu.

partenogenez [Yun: *parthenos* bakire] Döllenme olmaksızın döl verme.

patojen [Yun: *pathos* sıkıntı çekme] Hastalık yapıcı bir organizma.

pektin Bir bitki hücresi çeperinde selüloz ipliklerini bağlayan ve orta lamelin büyük bir bileşenini oluşturan kompleks bir polisakkarit.

pellikül [Lat: *pellis* cilt] İnce bir örtü ya da zar.

pepsin [Yun: *pepsis* sindirim] Midede protein parçalayan bir enzim.

peptit bağı Bir asidin amino grubu ve diğerinin asidik grubu arasında bir kondensasyon reaksiyonu sonucu oluşan iki amino asit arasındaki bir bağ.

perennial Bir ve iki yıl yaşayan tek yıllık ve iki yıllık bitkilerin aksine, bir kaç yıl yaşayan bir bitki.

peri- Çevre.

periderm Yaşlı gövde ve köklerin süngerimsi dış kabuğu.

perisikl Kök ve gövdede endodermisin iç kısmında, flöemin ise dış kısmındaki bir hücre tabakası.

peristalsis [Yun: *stalsis* kasılma] Sindirim sistemi gibi boru şeklinde bir yapı boyunca kasılma ve gevşeme dalgaları.

permeaz [Lat: *permeare*] Moleküllerin bir membrandan geçmesine izin veren bir protein; bakınız zar kanalı, zar pompası.

petiol [Lat: *pediculus* küçük ayak] Bir yaprağın sapı.

PGAL Bakınız fosfogliseraldehit.

pH Hidrojen iyon konsantrasyonuna karşılık gelen logaritma sembolü; dolayısıyla bir asitlilik ölçümü. 7'lik bir pH nötr; düşük değerler asidik, yüksek değerler ise alkali (bazik) dir.

-phore [Yun: *pherein* taşımak] Taşıyıcı.

photo- [Yun: *phos* ışık] Işık.

-phyll [Yun: *phyllon* yaprak] Yaprak.

-phyte, phyto- [Yun: *phyton* bitki] Bitki.

pilorik [Yun: *pylöros*] mide ve barsak arasındaki bağlantı ile ilgili.

pinositoz [Yun: *pinein* içmek] Sıvı ya da çok küçük parçacıkların hücreler tarafından aktif olarak alınması.

pirimidin Nükleotitlerde, önemli tek halkalı azotlu bazlardan herhangi biri.

pirüvik asit Glikolizde oluşan üç karbonlu bir bileşik.

pistil Bir çiçeğin bir ya da daha fazla megasporofilden oluşmuş dişi üreme organı.

plasenta [Yun: *plax* düz yüzey] Memelilerde fetus ve ana arasında madde alışverişine yardım eden, fetus ve anaya ait bi-

leşenlerden yapılmış bir organ.

plasm-, plasmo-, -plasm [Yun: *plasma* biçim ya da şekil almış bir şey] Şekil almış madde, plazma, sitoplazma.

plastit Bitki hücrelerinde fotozentez ve/veya besin biriktirmede iş gören nispeten büyük organel.

plazma zarı Bir hücrenin dış zarı.

plazma [Yun: *plasma* biçim ya da şekil almış bir şey] Şekil almış madde, plazma, sitoplazma.

plazmit Bir bakteri ya da maya hücresinin sitoplazmasında serbest hücre kromozomundan bağımsız olarak çoğalan küçük halka şeklinde bir DNA parçası.

plazmodesma [Yun: *desma* bağ] Hücre çeperindeki küçük açıklıklar ile komşu bitki hücreleri arasında oluşmuş bağlantı (çoğ. plazmodesmata).

plazmolizis Hipertonik bir ortamda, bir bitki hücresinin çeperinden içe doğru büzülmesi.

pleitropik [Yun: *pleion* birden fazla] Bir genin birden fazla fenotipik etkiye sahip olması.

poikilotermik [Yun: *poikilos* çeşitli; *therme* ısı] Ortam sıcaklığına bağımlı, vücut sıcaklığını kesin olarak kendisi ayarlayamayan; soğuk kanlı, ektotermik.

polar molekül Zıt yüklü kısımları olan bir molekül; iyonlardaki yüklerden çok daha zayıf olan yükler, yapıya katılan atomlar arasındaki elektronegativitelik farklılıklarından kökenlenir.

polen tanesi [Lat: *pollen* ince toz] Tohumlu bir bitkinin bir mikrogametofiti.

policistronik Birbirine bitişik iki ya da daha fazla cistronun (yapısal genlerin) tek bir mRNA molekülüne transkripsiyonu ile ilgili.

polimer [Yun: *meros* kısım] Kondensasyon reaksiyonlarıyla ya da benzer reaksiyonlarla birbirine bağlanmış küçük molekül zincirlerinden oluşmuş büyük bir molekül.

polimeraz Nükleotitlerin polimerleşmesini katalize eden bir enzim kompleksi; replikasyonda yer alan DNA polimeraz ve transkripsiyonda yer alan RNA polimeraz bunlara örnek oluşturur.

polimorfizm [Yun: *morphe* şekil] Bir populasyonda birbirinden farklı bir kaç fenotipin aynı anda ortaya çıkması.

Polip [Yun: *Polypous* çok ayaklı] Bir sölenterin yaşam döngüsünde, bir yere bağlı olarak yaşanan evre.

polipeptit zinciri Peptit bağlarıyla birbirlerine bağlanmış bir amino asit zinciri.

poliployit İkiden fazla kromozom setine sahip olan.

polisakkarit Basit şekerlerin bir polimeri olan herhangi bir karbonhidrat.

poly- Çok.

populasyon Ekolojide, aynı türlere ait olan bireyler topluluğu.

portal sistem [Lat: *porta* kapı] İki kapilar yatağın bir damarla bağlandığı bir kan dolaşımı.

posterior Arka uca doğru.

potansiyel Kısaca potansiyel farklılığı için: iki nokta arasında elektriksel yükler arasındaki farklılık. Dinlenme potansiyeli: özellikle uyarılmamış bir sinir hücresi ve çalışmayan bir kas hücresinde olduğu gibi, bir hücre zarındaki nispeten kararlı bir potansiyel. Etki potansiyeli: hücre boyunca çoğalan bir sinir ya da kas hücresi zarının potansiyel farklılığındaki ani bir değişim; sinirlerde, sinir uyarısı ile kendini gösterir. Jeneratör potansiyeli. Bir eşik seviyesine ulaştığı taktirde, bir algılayıcı hücrenin zarının her iki yanındaki potansiyel farklılığındaki bir değişim ilgili sinir yolu boyunca bir etki potansiyeli başlatabilir.

Pozitif geri besleme Bakınız geri besleme.

presumptif Henüz farklılaşmamış olan bir dokunun gelişimsel akibetinin tanımlanması. Örneğin, presumptif sinir dokusu farklılaşınca sinir sisteminin bir bölümünü oluşturur.

primer transkript İntronlar uzaklaştırılmadan önce yeni sentezlenmiş RNA -genel olarak mRNA-.

primitif [Lat: *primus* ilk] Eski, atasal duruma benzeyen.

primordiyum [Lat: *primus*; *ordiri* başlamak] En erken gelişme evresi.

pro- Önce.

progesteron [Lat: *gestare* taşımak] Omurgalılarda temel dişi eşey hormanlarından biri.

prokaryotik hücre Zarla çevrili bir çekirdeği bulunmayan bir hücre tipi; yalnızca bakterilerde bulunur.

proksimal Belirli referans noktasına yakın olan kısım (çoğunlukla vücudun ana bölümüne).

promotör Transkripsiyon kompleksinin bağlandığı DNA bölgesi.

prot-, proto- İlk, birincil.

proteaz Protein parçalayan bir enzim.

protein Uzun bir polipeptit zinciri.

proteolitik Protein parçalayan.

proto-onkogen Belirli mutasyon ya da translokasyon çeşitlerinden ya da ilgili kontrol bölgelerinde translokasyondan sonra onkogen haline gelen ve kansere yol açan değişikliklerden birine neden olan gen.

proton Pozitif yüklü ana atom parçası.

protoplazma Hücrenin canlı maddesi.

provirüs Virüsün konukçul bir hücrenin kalıtım maddesiyle bütünleşmiş nükleik asiti.

pseudo- Asılsız, geçici.

pseudogen Gene çok benzeyen, transkripsiyonu yapılmamış bir DNA bölgesi.

pseudopot, pseudopodyum [Lat: *podium* ayak] Bir amip ya da amipsi bir hücredeki geçici bir sitoplazmik çıkıntı.

pseudosölom Tümüyle mezoderm tarafından kuşatılmamış işlevsel bir vücut boşluğu.

pulmonar [Lat: *pulmoner* akciğerler] Akciğerlerle ilgili.

pürin Nükleotitlerde önemli iki halkalı azotlu bazlardan herhangi biri.

redoks reaksiyonu [redüksiyon-oksidasyon] Kaçınılmaz olarak birlikte ortaya çıkan, redüksiyonu ve oksidasyonu içeren bir reaksiyon; bakınız redüksiyon, oksidasyon

redüksiyon Elektronların bir maddeye eklenmesini kapsayan, enerji biriktiren işlem; biyolojik sistemlerde, genel olarak, hidrojenin katılımı ile (ya da bazen oksijenin uzaklaşmasıyla).

refleks yayı Reseptör hücreden effektöre kadar uzanan yolu kapsayan, sinir sisteminin işlevsel bir birimi.

refleks [Lat: *reflexus* geriye kıvrılma] Vurulduğunda kendiliğinden silkinen bir dizideki gibi, tek bir uyarıya karşı basit tepkiden oluşan otomatik bir eylem. Birkaç kasın uyumlu tepkisini kapsayan bir motor programından farklıdır.

rekabet Ekolojide, aynı, sınırlı kaynağın iki ya da daha fazla birey tarafından ya da iki ya da daha fazla populasyon tarafından kullanılması, her iki tarafın zarar gördüğü bir ilişki.

rekombinasyon Genetikte, eşeyli üreme ve krosing over (ya da prokaryotlarda ve ökaryotik organellerde konjugasyon sonucu) sonucunda allellerin yeniden düzenlenmesi. Gen evriminde, genom içinde kromozom parçalarının eşini yapan ve taşıyan bir dizi işlem sonucunda ekzonların yeniden düzenlenmesi; bu işlemler transpozisyonu, eşit olmayan krossingoveri, kromozom kopmalarını ve birleşmeyi kapsar.

rektum [Lat: *rectus* doğru] Bağırsağın son kısmı.

renal [Lat: *renes* böbrekler] Böbreklerle ilgili.

reseptör Hücre biyolojisinde, bir maddeyi bağlayan, ancak bağladığı kimyasalda bir reaksiyonu katalizlemeyen bir membran proteininin çoğunlukla dışarıya bakan açık kısmı, bir bölge; membran proteini bağlanmanın bir sonucu olarak, çoğunlukla allosterik bir değişime giden ve böylece katalitik olarak aktifleşen diğer bir bölgeye sahiptir.

restriksiyon endonükleazı Bakınız endonükleaz.

retikulum [Lat: küçük ağ] Bir ağ.

retina Gözün arkasında görme hücrelerini içeren doku.

retrovirüs Kendi genomundan sonradan konukçulun genomu ile bütünleşecek olan bir DNA kopyasını özel bir enzim vasıtasıyla (geri dönüşür transkriptaz) yapan bir RNA virüsü.

ribonükleik asit (RNA) Her bir nükleotitte bir riboz şekerinin bulunuşuyla karakterize olan nükleik asit. mRNA (genlerden proteinlerin sentezleneceği ribozomlara, yeni proteinlerdeki amino asit pürin dizilerini gösteren bilgileri taşıyan mesaj RNA), rRNA (ribozomlarla bütünleşmiş olan RNA) ve tRNA (protein sentezinin bir parçası olarak amino asitleri ribozomlara taşıyan taşıyıcı RNA), RNA'nın ana sınıflarıdır.

ribozom Protein sentezinde iş gören küçük br sitoplazmik organel.

rizoid [Yun: *rhiza* kök] Köksü yapı.

RNA Bakınız ribonükleik asit.

sakkaroz Bir birim glukoz ve bir birim fruktozdan oluşmuş çiftli şeker; sofra şekeri.

santrifüjleme [Lat. *fugere* uçmak] Farklı derişimdeki maddeleri ayırmak için bir karışımın çok yüksek bir hızda döndürülmesi.

saprofit [Yun: *sapros* çürümüş] Ölü organik madde üzerinde yaşayan heterotrofik bir bitki ya da bakteri.

sarkomer [Yun: *sarx* et; *meros* kısım] Bir iskelet kası miyofibrilinin Z kısmından diğerine uzanan bölgesi; iskelet kası kasılmasının işlevsel birimi.

seçilim baskısı Bir populasyonda, doğal seçilimden kaynaklanan genetik değişiklik için uygulanan baskı.

sefalizasyon [Yun: *kephalé* baş] Vücudun uç bölgesinde sinirleri koordine eden merkezlerin ve duyu organlarının yerleşmesi.

segmentasyon Bir organizmanın az ya da çok birbirine eşit sıra halinde dizilmiş birimlere ayrılması.

selüloz [Lat: *cellula* hücre] Çoğu bitki hücresi çeperinin ana bileşeni olan gelişmiş yapılı bir polisakkarit.

sempatik sinir sistemi Otonom sinir sisteminin iki kısmından biri.

senositik [Yun: *koinos* ortak] Bir sitoplazma kütlesi içinde birden fazla çekirdeğe sahip olma.

sentriyol Hayvan hücrelerinin ve bazı ilkel bitki hücrelerinin çekirdeğinin tam dış kısmında yerleşmiş olan, silindirik sitoplazmik bir organel; mitoz ve mayoz sırasında ipliklere bağlanmıştır.

sentromer [Yun. *meros* kısım] Mitoz ya da mayoz sırasında kinetekor mikrotübüllerini merkezden çevreye dağıtan kromozom üzerinde özel bir bölge.

septum [Lat: engel] Bir bölme ya da çeper (çoğ. septa).

serbest bırakıcı İşaret uyartısı.

serbest enerji Bir kimyasal sistemde kullanılabilir enerji; değişiklik oluşturmak için yarayışlı enerji

serebellum [Lat: küçük beyin] Omurgalılalarda kasların koodinasyonunu kontrol eden arka beyin kısmı.

serebrum [Lat: beyin] Omurgalılarda, ön beyin kısmı; si-

nir sisteminin ana koordinasyon merkezi.

sesil [Lat. *sessilis* oturan] Hayvanlarda, bir yere bağlı yaşama; bitkilerde, sapı bulunmayan.

sil [Lat: *çil* kirpik] Bir hücrenin yüzeyindeki kısa, tüysü hareketli bir organel (çoğ; ciliasiller).

simbiyozis [Yun: *bios* yaşam] İki organizmanın yakın bir ilişki kurarak birlikte yaşaması.

simpatrik [Lat: *patria* yurt] Aynı alana sahip olma.

simplast Bir bitkide, plazmodezmata tarafından birbirine bağlı hücrelerin sitoplazması tarafından oluşturulan sistem.

sinaps [Yun: *haptein* bağlamak] İki nöron arasındaki bağlantı.

sinapsis Mayoz sırasında homolog kromozomların çift oluşturmaları.

sindirim Karmaşık yapılı besin bileşiklerinin yapıtaşlarının hidrolizi.

sinergistik [Yun: *ergon* iş] Belirli bir etkiyi başarmak ya da arttırmak için başka bir madde ya da organ ile birlikte iş görmek.

sinir ağı Sölenterlerdeki gibi, herhangi bir kontrol merkezi bulunmayan sinir sistemi tipi.

sinir [Lat: *nervus* kiriş, sinir] Nöron ipliklerinden oluşan bir demet (aksonlar).

sinüs [Lat: eğri, boşluk] (1) Gerçek bir kan damarı özelliklerini taşımayan, kanın geçişi için bir kanal. (2) Kemik ya da başka doku içindeki bir oyuk.

sinyal uyarısı (ya da serbest bırakıcı) kendiliğinden özgün davranışı yönlendiren ya da başlatan basit bir başlama işareti.

sistemik dolaşım Gaz değişimi yapan yüzeyler dışındaki vücut kısımlarına madde taşıyan dolaşım sistemi kısmı.

sisterna [Lat: kese] Bir rezervuar olarak iş gören bir boşluk, kese ya da kuşatılmış başka bir alan.

sitokinez [Yun. *kinésis* eylem] Bir hücrenin sitoplazmasının bölünmesi.

sitokrom Solunum ya da fotofosforilasyon sırasında elektron taşınımında önemli, demir içeren herhangi bir enzim grubu.

sitoplazma Çekirdek hariç bir hücrenin tümü.

sitosol Bir hücrenin organelleri ve zarlı yapıları dışında, bir hücreinn sitoplazmasının nispeten akışkan, az yapılaşmış kısmı.

sklerankima [Yun: *scléroz* sert] Bitkilerde sekonder çeperleri kalınlaşmış hücrelerden oluşan bir destek doku.

sol İçerisinde, asılı parçacıkların rastgele dağıldığı kolloyit; bakınız jel.

solungaç Bir hayvanda gaz değişimi için özelleşmiş, gövdenin dış kısmında yarık oluşturan bir bölge.

solunum [Lat: *respiratio* soluk alıp vermek] (1) Enerji moleküllerinin oksidasyonuyla enerjinin serbest bırakılması. (2) O_2'in alınıp CO_2'in verilmesi, nefes alıp-verme.

-soma, somat-, some [Yun: *soma,* vücut] Vücut.

somatik Vücutla ilgili; üreme hücreleri dışındaki tüm hücerler; somatik sinir sistemi: en azından potansiyel olarak istemin kontrolü altındaki sinir sisteminin bir kısmı; bakınız otonom sinir sistemi.

sölom Tümüyle mezoderm tarafından kuşatılmış olan bir vücut boşluğu.

sperm [Yun: *sperma* tohum] Erkek bir gamet.

sphinkter [Yun: *sphinktér* şerit] Kasılarak tüpsü bir yapıyı kapatabilen halka şeklindeki bir kas.

spor [Yun: *spora* tohum] Uygunsuz ortam koşullarına dayanmak üzere çoğunlukla uyum sağlamış eşeysiz üreme hücresi.

sporangiyum Bitkide sporları oluşturan bir yapı.

sporofil [Yun: *phyllon* yaprak] Sporları oluşturan değişime uğramış bir yaprak.

sporofit [Yun: *phyton* bitki] Spor oluşturan diployit bir bitki.

stamen [Lat: iplik] Bir çiçeğin erkek eşeyli kısmı; çiçekli bir bitkinin bir mikrosporofili.

stele [Yun: *stele* kerestenin dikey yöndeki dış parçası] Bir kök ya da gövdenin merkezinde, dıştan endodermis tarafından kuşatılan ve iletim demetlerini taşıyan silindirik yapı.

stereo- [Yun: *stereos* katı] Katı, üç boyutlu.

steroyit Karbon atomlarının iç içe geçmiş dört halkasından oluşmuş, çoğunlukla biyolojik olarak önemli bileşikler.

stoma [Yun: ağız] Bir yaprağın ya da diğer bitki kısımının epidermisinde, bekçi hücreleri tarafından düzenlenen bir açıklık.

stroma [Yun: *stróma* yatak] Kloroplastlar ve mitokondriler gibi organeller içindeki temel madde.

substrat (1) Bir organizmanın üzerinde yaşadığı üs, örn., toprak (2) Kimyasal reaksiyonlarda, üzerinde bir enzimin iş gördüğü bir madde.

süksesyon Ekolojide, bir bölgedeki bitki ve hayvan yaşamında ardışık değişim.

sürmek Bakınız motivasyon.

süspansiyon İçerisinde, bir maddenin partiküllerinin çalkalama ile dağıtıldığı heterojen bir karışım.

sym-, syn- Birlikte.

T lenfosit Bakınız lenfosit.

-tactic yönelimi belirtir.

taksis Hayvanlarda, sürekli olarak yönlendirilmiş basit bir hareket (örn, fototaksi, geotaksi).

taksonomi [Yun: *taxis* düzenlenme] Organizmaların evrimsel akrabalık ilişkilerine dayalı olarak sınıflandırılması.

talamus [Yun: *thalamos* iç oda] Omurgalı ön beyinin arka kısmının parçası, duyusal algılamaların bütünleştiği merkez.

tallus [Yun: *thallos* genç gövde] Nispeten az doku farklılaşması gösteren ve gerçek kökleri, gövdeleri ve yaprakları bulunmayan bir bitki yapısı.

tampon Konsantrasyonu yükselince H^+ iyonlarını bağlayarak, düştüğünde ise H^+ iyonlarını serbest bırakarak bir çözeltinin pH'sındaki dalgalanmaları en aza indiren bir madde.

taşıma kapasitesi Belirli bir ortamda sınırsız desteklenebilen maksimum populasyon.

taşlık Bir hayvanın sindirim sisteminde öğütülecek besin için özelleşmiş bir odacık.

tek çenekli Embriyolarında tek bir kotiledonun bulunuşu, yapraklarında damarlanmanın paralel ve çiçeklerinde ise petalerin üçlü oluşuyla karakterize olan, angiospremlerin ya da çiçekli bitkilerin bir alt sınıfının bir üyesi.

temel yağ asidi Bir organizmanın gereksinim duyduğu, ancak sentezlenememesi nedeniyle besininde önceden hazırlanmış olarak alınması gereken bir yağ asidi.

tendon [Lat: *tendere* esnetmek] Kası kemiğe bağlayan bir bağ doku tipi.

territoriyal alan Özellikle aynı türün olmak üzere, diğer bireylerin ihlaline karşı birey tarafından savunulan belirli bir bölge.

testis Spermlerin üretildiği, erkeğin ana eşey organı (çoğ. testisler).

teşvik (psikolojik) Belirli bir davranışın ödüllendirilmesi.

timpanik zar [Yun: *tympanon* davul] Havadan titreşimleri toplayarak kulağın diğer kısımlarına ileten kulak zarı; kulak zarı.

timus [Yun: *thymos* siğilli fazlalık] Omurgalılarda immunolojik yeteneğin geliştirilmesinde önemli bir rol oynayan bez.

tiroksin Metabolizmanın hızlanmasını uyaran, tiroyit tarafından üretilen bir hormon.

tiroyit [Yun: *thyreoides* kalkana benzeyen] Omurgalıların boyun bölgesinde bulunan bir endokrin bezi.

tohum Bitkide bir kabukla kuşatılmış bir embriyo ve depo besinden oluşan bir çoğalma yapısı.

toksin Bir organizma tarafından üretilen ve başka bir organizma için zehirli olan proteinimsi bir madde.

toplardamar [Lat: *vena* kan damarı] Kalbe doğru kan taşıyan kan damarı.

toraks [Yun: *thórax* göğüslük, zırh] Memelilerde, abdomenden, diyafram aracılığı ile ayrılan ön kısmındaki gövde bölümü; böceklerde, yürüme ayaklarını ve kanatları taşıyan, baş ve abdomen arasındaki vücut bölgesi.

trake Omurgalılarda solunum sisteminin farniksten toraksa uzanan kısmı; nefes borusu. Karasal eklem bacaklılarda, vücudun dış kısmındaki bir açıklıktan dokulara uzanan bir hava kanalı.

trake Sekonder çeperleri kalın, uç çeperleri çok fazla delikli, oldukça özelleşmiş bir bitki hücresi, bakınız solunumda trake.

trakeit Ksilemdeki uzamış, ince çeperli, ucu kapalı iletim hücresi.

trans- Bir taraftan diğer tarafa; ötesinde.

transdüksiyon [Lat: *ducere* götürmek] Genetikte, bir konak hücreden diğerine bir virus ile kalıtım maddesinin taşınması. Nörobiyolojide, ışık ya da ses gibi bir uyarının bir reseptör hücrede bir elektriksel değişime dönüştürülmesi.

transformasyon Ölü hücrelerden ortama verilmiş DNA parçalarının bakteriler tarafından alınarak kendi DNA'larına bağlanması.

transkripsiyon Genetikte, bir DNA kalıbından RNA'nın sentezi.

translasyon Kalıtımda, bir mRNA kalıbından bir polipeptidin sentezi.

translokasyon Botanikte, özellikle flöem aracılığı ile olmak üzere, bitkinin içinde organik maddelerin bir yerden başka bir yere hareketi. Kalıtımda, homolog olmayan kromozomlar arasında parça değişimi.

transpirasyon Öncelikle stomalardan olmak üzere, bir bitkinin toprak üstü kısımlarından su buharının dışarıya verilmesi.

transpozisyon Genomda, bir pozisyondan diğerine DNA'nın hareketi. Transpozon: çoğunlukla kendi hareketini etkilemek için gerekli enzimi kodlayan hareketli bir DNA parçası.

trofik [Yun: *trophé* besin] Besleyici, teşvik edici.

tropik hormon Diğer endokrin bezleri uyaran ve bir endokrin bez tarafından üretilen bir hormon.

tropizma [Yun. *tropos* dönme] Esas olarak, bitkilerde farklı büyüme sonucu bir uyarıya karşı oluşan bir dönme tepkisi.

turgit [Lat: *turgidus* şişmiş] Sıvı ile şişmiş.

turgor basıncı [Lat: *turgere* şişirilmiş] Bir hücrenin içerdiği maddelerin hücre zarına ya da çeperine karşı oluşturduğu basınç.

tuz Bir asit ve bir bazın, örneğin sofra tuzu, NaCl, reaksiyonuyla oluşabilen, genel olarak iyonik bileşiklerin herhangi bir sınıfı.

tür [Lat: çeşit] İçerisinde, etkili gen akışının olduğu ya da

olabildiği en büyük populasyon birimi.

türleşme Yeni türlerin oluşma.

uterus Memelilerde, embriyonun gelişmesinin büyük bir bölümünün gerçekleştiği dişi üreme sisteminin odacığı, rahim.

uyarı Bir reseptör tarafından algılanan herhangi bir etmen.

uyarıcı Embriyolojide, belirli bir yapının hücreleri ya da gelişiminin farklılaşmasını teşvik eden bir madde. Genetikte, belirli genleri etkinleştiren bir madde.

uygunluk Ardışık jenerasyonlarda bir bireyin (ya da allel ya da genotipin) olası genetik katkısı. Kapsamlı uygunluk: bir bireyin kişisel uygunluğu ile bireyden kalıtsal uzaklığa bağlı olarak değer kaybeden o bireyin akrabalarının uygunluğu

üre Memeliler ve diğer bazı omurgalılarda amonyak ve karbondioksitin birleştirilmesiyle karaciğerde oluşturulan azotlu atıklar.

üreme yapısı Spor oluşturan bir yapı (örn. bir mantarın toprak üstü kısmı).

üreter Yüksek omurgalılarda böbrekten idrar torbasına idrar taşıyan kanal.

ürik asit Çoğu karasal eklembacaklıların, sürüngenlerin ve kuşların vücudunda oluşan çözünmeyen azotlu bir atık.

vakuol [Lat: *vacuus* boş] Hücrede zarla kuşatılmış bir vezikül ya da odacık.

valans Bir atomun bağ yapma kapasitesinin bu atomun dış yörüngesindeki elektronların sayısıyla belirlenen bir ölçüsü.

vaso- [Lat: *vas* damar] Kan damarı.

vejetatif Bitki hücrelerinin ve organlarının üreme için özelleşmemiş olan kısımlarının eşeysiz çoğalma şekli. Bedensel işlevlerin istemsiz yapılanları.

vektör [Lat: *vectus* taşınmış] Patojenlerin taşıyıcısı.

vena cava [Lat: boş damar] Omurgalıların dolaşım sisteminde kanı kalbe geri götüren iki büyük damardan biri.

vetral [Lat: *venter* karın] Karınla ilgili.

villus [Lat: taranmamış saç] Bağırsak yüzeyi ya da diğer bazı yapıların yüzeylerinden çıkan, fazlaca damarlanmış, parmağa benzeyen çıkıntı.

virus [Lat: ince, zehir] Mutasyona uğrama ve evrimleşme yetenekleri dahil, normal olarak canlı organizmalarda görülen bazı özellikleri gösteren, bir protein kılıf ve içinde bir nükleik asitten oluşmuş, ışık mikroskobunda görülemeyen ve hücre yapısı göstermeyen, zorunlu parazit özellikte olan bir varlık.

vissera [Lat:] Büyük vücut boşluğuna sahip canlıların iç organları.

vitamin [Lat: *vita* yaşam] Belirli bir organizmanın kendisinin sentezleyemediği ve beslendiği besinlerle alması gereken, küçük miktarlarda gerekli organik bir bileşik.

X kromozomu Dişi eşey kromozomu.

Y kromozomu Erkek eşey kromozomu.

yarı geçirgen Yalnızca çözücülere (çoğunlukla su) geçirgen; bazı maddelere geçirgen ancak diğerlerine geçirgen olmayan.

yaşama alanı Bir hayvanın uzun bir süre aktivitelerinin tamamını ya da tamamına yakın bir bölümünü geçirildiği alan.

yönelim Bir ışık kaynağı gibi dışsal bir etmene bağlı olarak kıvrım yapma ya da hareket eylemi.

yumurta Bir yumurta hücresi ya da dişi gamet. Özellikle kuşlarda ve sürüngenlerde, embriyonik gelişmenin gerçekleştiği bir yapı; bir yumurta hücresi, çeşitli zarlar ve çğounlukla bir kabuktan oluşmuştur.

yumurta sarısı Bir yumurta içinde depolanmış besin maddesi.

Yutak Sindirim sisteminin ağız ve yemek borusu arasındaki kısmı.

zigot [Yun: *zygotos* bağlanmış] Döllenmiş bir yumurta hücresi.

zimogen [Yun: *zyme* bırakılmış] Bir enzimin inaktif bir öncülü.

zoo- [Yun: zoion hayvan] Hayvan; hareketli.

zoospor Silli ya da kamçılı bir bir bitki sporu.

İNDEKS

Siyah rakamlar resimlerin sayfa numaralarını, italikler tanımları, konunun işlendiği sayfayı ya da kitabın değişik kısımlarında geçtiği yerleri işaret eder.

ÇEVİRİ KURULU

Çeviri Editörleri

Prof. Dr. Ali Demirsoy **Prof. Dr. İsmail Türkan** **Prof. Dr. Ertunç Gündüz**

Ar. Gör. Ahmet Murat Aytekin
Hacettepe Üniversitesi Fen Fakültesi Biyoloji Bölümü

Prof. Dr. Ali Demirsoy
Hacettepe Üniversitesi Fen Fakültesi Biyoloji Bölümü

Prof. Dr. Aşkın Tümer
Hacettepe Üniversitesi Fen Fakültesi Biyoloji Bölümü

Prof. Dr. Ay Öğüş
Hacettepe Üniversitesi Fen Fakültesi Biyoloji Bölümü

Doç. Dr. Battal Çıplak
Akdeniz Üniversitesi Fen–Edebiyat Fakültesi Biyoloji Bölümü

Ar. Gör. Ergi Deniz Özsoy
Hacettepe Üniversitesi Fen Fakültesi Biyoloji Bölümü

Prof. Dr. Ertunç Gündüz
Hacettepe Üniversitesi Fen Fakültesi Biyoloji Bölümü

Yard. Doç Dr. Hülya Koyuncu
İstanbul Üniversitesi, DETAM, Moleküler Tıp ABD

Prof. Dr. İsmail Türkan
Ege Üniversitesi Fen Fakültesi Biyoloji Bölümü

Prof. Dr. M. Turan Akay
Hacettepe Üniversitesi Fen Fakültesi Biyoloji Bölümü

Prof. Dr. Mustafa Kuru
Gazi Üniversitesi Eğitim Fakültesi Biyoloji Bölümü

Doç. Dr. Nurdan Özer
Hacettepe Üniversitesi Fen Fakültesi Biyoloji Bölümü

Prof. Dr. Reyhan Öner
Hacettepe Üniversitesi Fen Fakültesi Biyoloji Bölümü

Doç. Dr. Şayeste Demirezen
Hacettepe Üniversitesi Fen Fakültesi Biyoloji Bölümü

Prof. Dr. Tuna Ekim
İstanbul Üniversitesi Fen Fakültesi Biyoloji Bölümü

PALME

YAYIN, DAĞITIM, PAZARLAMA, İÇ VE DIŞ TİCARET LTD. ŞTİ
Merkez: A. Adnan Saygun Cad. No: 10/A Sıhhiye-ANKARA
Tel: 0.312-433 37 57 • Fax: 0.312-433 52 72
e-mail: palmeyayin@superonline.com • http://www.palmekitabevi.com

Ankara Şubesi : Olgunlar Sok. No: 4/5 Bakanlıklar/ANKARA Tel: 0.312-417 95 28 Fax: 0.312-419 69 64
Kızılay Şubesi : Bayındır Sok. Adil Han No: 6/59 Yenişehir/ANKARA Tel: 0.312-433 00 83 Fax: 0.312-433 00 83
Antalya Şubesi : Meltem Mah. Dumlupınar Blv. Başkent Sit. No: 4 ANTALYA Tel: 0.242-238 32 09 Fax: 0.242-238 45 02

ISBN 975-7477-58-3 (Tk. No)

ISSN 975-7477-61-3

9 779757 477618